

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN.

SECHSUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 39 TAFELN UND 44 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

1613

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 3. April 1908.)

	Seite
IGEL, JOHANN, Über die Anatomie von <i>Phaseolicama magellanica</i> ROUSSEAU. Mit Tafel 1—2.	1
DEEGENER, P., Die Entwicklung des Darmkanals der Insecten während der Metamorphose. Mit Tafel 3—7 und 1 Abbildung im Text	45

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 29. April 1908.)

YOUNG, ROBERT THOMPSON, The Histogenesis of <i>Cysticercus pisi-</i> <i>formis</i> . Mit Tafel 8—11.	183
ORTMANN, WILHELM, Zur Embryonalentwicklung des Leberegels (<i>Fasciola hepatica</i>). Mit Tafel 12—14	255
SCHEPOTIEFF, A., Das Excretionssystem der Echinorhynchen. Mit Tafel 15 und 2 Abbildungen im Text	293
ZUR LOYE, J. F., Die Anatomie von <i>Spirorbis borealis</i> mit be- sonderer Berücksichtigung der Unregelmäßigkeiten des Körper- baues und deren Ursachen. Mit Tafel 16—18 und 2 Ab- bildungen im Text	305
HEINICK, PAUL, Über die Entwicklung des Zahnsystems von <i>Castor</i> <i>fiber L.</i> Mit Tafel 19—20 und 18 Abbildungen im Text. .	355

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 23. Juni 1908.)

SAMSON, KATHARINA, Über das Verhalten der Vasa Malpighii und die excretorische Funktion der Fettzellen während der Meta-	
---	--

	Seite
morphose von <i>Heterogenea limacodes</i> HUFN. Mit Tafel 21—22 und 2 Abbildungen im Text.	403
BAUMEISTER, LUDWIG, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden. Mit Tafel 23—26	423
PETER, KARL, Zur Anatomie eines ost-afrikanischen Apoden nebst Bemerkungen über die Einteilung dieser Gruppe. Mit Tafel 27	527
STITZ, HERMANN, Zur Kenntnis des Genitalapparats der Panorpaten. Mit Tafel 28—29	537

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 15. Juli 1908.)

DISTASO, ARCANGELO, Studii sull' embrione di <i>Seppia</i> . Colle tavole 30—35 e 13 figure nel testo	565
SCHLEIP, WALDEMAR, Die Richtungskörperbildung im Ei von <i>Formica</i> <i>sanguinea</i> . Mit Tafel 36—37	651
WALLSTABE, P., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Araneinen. Mit Tafel 38—39 und 6 Abbildungen im Text	683

Über die Anatomie von *Phaseolicama magellanica* Rousseau.

Von

Johann Igel.

(Aus dem Zoologisch-Anatomischen Institut in Münster i. W.)

Mit Tafel 1—2.

Unsere Kenntnis über *Phaseolicama magellanica* ist bis zum heutigen Tag recht dürftig. Dies nimmt um so mehr wunder, als diese Muschel bereits im Jahr 1853—54 von ROUSSEAU beschrieben und abgebildet worden ist. Nach dieser Zeit ist sie fast vollständig der Vergessenheit anheimgefallen, ja sie ist sogar mit *Modiolarca*, der sie sehr ähnlich ist, identifiziert worden und zwar von SMITH (1885, p. 279) und FISCHER (1887, p. 972). Doch wenn auch die große Ähnlichkeit, welche zwischen beiden Muscheln besteht, den Irrtum einigermaßen entschuldigt, so ist doch das Vorhandensein von Schloßzähnen bei *Modiolarca* und der vollständige Mangel derselben bei *Phaseolicama* ein sicherer Beweis für die Verschiedenheit der beiden Muscheln. Erst in neuerer Zeit ist die in Betracht kommende Muschel sozusagen wieder zu ihrem Recht gekommen; und zwar war es STEMPELL (1899, p. 227), der die Muscheln der Sammlung PLATE, in der sich auch *Phaseolicama magellanica* ROUSSEAU befindet, bestimmt und systematisch geordnet hat. Nach ihm stimmen die in der Sammlung vorhandenen Exemplare von *Phaseolicama magellanica* „im allgemeinen gut mit den von ROUSSEAU abgebildeten“ überein. „Nur sind die von PLATE gesammelten Tiere kleiner und vorn etwas abgestumpfter als die von ROUSSEAU beschriebenen“. Mit dieser äußerlichen Beschreibung und systematischen Bestimmung ist bis

jetzt unsere Kenntnis von *Phaseolicama magellanica* ROUSSEAU erschöpft. Es dürfte daher wohl angebracht sein, die fragliche Muschel näher kennen zu lernen, dies um so mehr, als die interessanten Funde, welche sich bei der Anatomie von *Modiolarca trapezina* (PELSENEER 1903, p. 44—47) ergeben haben, wie Brutpflege und anormale Lage der Cerebralganglien, eine anatomische Untersuchung von *Phaseolicama magellanica* zu rechtfertigen versprochen. Aus diesen Gründen hat wohl Herr Prof. Dr. STEMPPELL mir auf meinen Wunsch, eine Arbeit anzufertigen, die Aufgabe gestellt: „Über die Anatomie von *Phaseolicama magellanica* ROUSSEAU“. Und wie im Folgenden zu ersehen ist, hat die anatomische Untersuchung auch einige wohl beachtenswerte Funde gezeitigt.

Ich halte es für meine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes in dem von ihm geleiteten Zoologisch-Anatomischen Institut sowie für sein freundliches Entgegenkommen in jeder Beziehung meinen wärmsten Dank auszudrücken. Ferner spreche ich Herrn Prof. Dr. PLATE für die gütige Erlaubnis zur Benutzung des Materials meinen besten Dank aus. Ebenso danke ich recht herzlich dem Assistenten am Zoologisch-Anatomischen Institut, Herrn JAKOB-FEUEBORN, für seine zahlreichen freundlichen Gefälligkeiten. Doch den größten und wärmsten Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. STEMPPELL, der mir das erforderliche Material zur Untersuchung in liebenswürdiger Weise verschafft hat, unter dessen Anleitung ich die Arbeit angefertigt habe und dessen tatkräftiger Unterstützung ich es allein verdanke, wenn ich meiner Aufgabe auch nur einigermaßen gerecht geworden bin.

Material und Untersuchungsmethode.

Das von mir untersuchte Material wurde von Herrn Prof. PLATE auf seiner chilenischen Reise gesammelt. Die Muscheln sind an den niedrigen Küsten der Falklands-Inseln unter Steinen gefunden und bis jetzt in Alkohol konserviert worden. Die Konservierung war bei den Muscheln mit geöffneten Schalen tadellos, bei den andern ließ sie zu wünschen übrig. Wegen der geringen Größe — die Länge von vorn bis hinten schwankte zwischen 4 und 6 mm, in dorso-ventraler Richtung zwischen $2\frac{1}{2}$ und 4 mm — war eine makroskopische Untersuchung ausgeschlossen; daher konnte eine Unter-

suchung nur mittels lückenloser Schnittserien erfolgen. Bevor die Tiere in Schnitte zerlegt werden konnten, wurden sie zunächst in einer 20% Pikrinsalpetersäure entkalkt, sodann in 70% Alkohol einen Tag hindurch von der Säure reingewaschen, um alsdann in DELAFIELD'schem Hämatoxylin ungefähr $1\frac{1}{2}$ Tag durchgefärbt zu werden. Hierauf wurden die Tiere etwa 10 Minuten lang in Leitungswasser abgewaschen; sodann kamen sie 5–6 Stunden lang in 40% Alkohol, dann ebenso lange in 70% und 95% und endlich auf 12 bis 15 Stunden in absoluten Alkohol. Hierauf wurden sie behandelt mit Xylol etwa 3 Stunden lang, ungefähr 2 Stunden mit Xylol + Paraffin und schließlich 4–5 Stunden mit reinem Paraffin, um dann eingebettet zu werden. Die Schnittserien wurden bei einer Dicke von 10 μ in transversaler, sagittaler und frontaler Richtung geführt.

Spezielle Beschreibung.

Da bereits von ROUSSEAU (1853–54) *Phaseolicama magellanica* abgebildet und eine kurze Beschreibung ihrer äußern Gestalt und Größe beigefügt ist, welche STEMPPELL (1899, p. 227) im großen und ganzen bestätigt hat, so will ich mich damit begnügen, auf Fig. 1 zu verweisen, und sofort zur speziellen Beschreibung übergehen.

Mantel. Haut. Muskulatur.

Auf eine nähere Untersuchung der Schale bin ich nicht eingegangen. Die Schale ist ziemlich dünn; es dürfte daher schwer fallen, Dünnschliffe anzufertigen.

Der Mantel, welcher bekanntlich ontogenetisch dorsal entsteht den Körper umgibt und den Mantelraum bildet, ist bei vorliegender Muschel nicht überall gleichmäßig dick. In dem ganzen Seitenteil, der dem Körper aufliegt, ist nur noch das äußere Epithel vorhanden; infolgedessen liegen im vordern Teil die Leber und Geschlechtsorgane, im hintern Teil das Pericard und die Nieren dem äußern Epithel dicht an. Ich will daher im Folgenden das erwähnte Epithel auch als Körperepithel bezeichnen und unter Mantel nur die ventral von der Insertionslinie des freien Mantels herabhängenden freien Mantellappen verstehen.

Die Mantellappen besitzen eine ansehnliche Dicke, doch sind sie nicht überall gleichmäßig dick. Durchweg sind sie proximal-

wärts von den ventralen, lateralen Körperkanten dünner als in den ventralern Teilen, und zwar ist dieser Unterschied im vordern Abschnitt größer als in dem hintern. Nach dem Mantelrand hin nimmt der Mantel an Dicke zu. Der Übergang ist aber nicht überall ganz gleichmäßig. Eine kleine Strecke vom Mantelrand entfernt hat der Mantel die größte Dicke erreicht, um dann proximal dem Mantelrand an Dicke etwas einzubüßen. Im ganzen hintern Teil ist der Mantel gleichmäßiger gestaltet. Hier sind die Mantellappen in dorsoventraler Richtung bedeutend länger als im vordern Teil; hier hat sich nämlich der Mantelraum in den lateralen Teilen dorsalwärts vorgeschoben, sodaß er den Körper nicht nur ventralwärts, sondern auch ventrallateral umgreift; letzteres beruht auf dem geringen Körperumfang, da der Körper hier nur das Pericard, die Nieren und das wenig umfangreiche viscereale Nervensystem umfaßt.

Der Mantelrand hat mit dem der Nuculiden die größte Ähnlichkeit (cf. STEMPELL, 1898, p. 345 u. 346, fig. 3 *afr*, *mfr*, *ifr*). Wie dort so haben wir auch bei vorliegender Muschel 3 Mantelrandlängswülste (Fig. 3 *amk*, *mmk*, *iml*), einen äußern, mittlern und innern, und zwar will ich als mittlern den bezeichnen, welcher an seiner Außenseite das Periostracum (*p*) erzeugt. Diese drei Längskanten sind am deutlichsten an den Stellen zu erkennen, wo die Mantelränder nicht verwachsen sind. Während nun die äußere und mittlere Kante ziemlich flach sind und daher ein messerschneidenartiges Aussehen haben, ist die innere massiver und hat auf Transversalschnitten die Gestalt eines kleinen, plumpen Fußes. Diese letztere behält ihre Stellung zum Mantelrand nicht gleichmäßig bei; sie weicht vielmehr auf einer ziemlichen Strecke hinter dem Adductor anterior ein wenig vom Mantelrand zurück (s. Fig. 1), nähert sich ihm in den mittlern ventralen Teilen wieder; im hintern ventralen Teil tritt sie allmählich weit vom Mantelrand zurück, wie aus Fig. 1 zu ersehen ist, nähert sich eine kleine Strecke ventral vom Adductor posterior etwas dem Mantelrand und verläuft dann dorsalwärts, wobei sie immer näher an den Mantelrand herantritt, bis sie dorsal von der Analöffnung ihre natürliche Lage wieder einnimmt. Wegen der veränderlichen Lage und des Aussehens hat diese innere Mantelrandkante viel Ähnlichkeit mit einer Leiste, daher will ich sie im folgenden als innere Mantelleiste bezeichnen. Sie ist es, längs deren die Mantelränder miteinander verwachsen. Doch ist diese Verwachsung keine totale, sondern sie ist an drei Stellen unterblieben, welche die drei Mantelöffnungen darstellen, einer ventralen vordern,

einer ventralen hintern und der Analöffnung. Die vordere Mantelöffnung liegt hinter dem Adductor anterior, dort wo die innere Mantelleiste ein wenig vom Mantelrand zurücktritt (Fig. 1 *vmtoe*). Sie dient dem Fuße und dem Byssus zum Austritt. Die hintere ventrale Mantelöffnung ist bedeutend länger als die vordere. Sie erstreckt sich von der Stelle, wo die innere Mantelleiste sich allmählich weit vom Mantelrand zu entfernen beginnt, bis kurz ventral von der Stelle, wo die Mantelleiste dorsalwärts umbiegt (Fig. 1 *hvmtoe*). Durch diese Mantelöffnung dringt das Atemwasser ein. Die Analöffnung (Fig. 1 *aoe*) befindet sich hinter der ventralen Hälfte des Adductor posterior; durch sie gelangen das Atemwasser und die Faeces nach außen.

Das äußere Mantel- und Körperepithel, welches die Schale erzeugt, besteht aus niedrig prismatischen Zellen. Kalkzellen, wie sie STEMPPELL bei den Nuculiden (1898, p. 346) und bei *Solemya togata* POLI (1899, p. 103) vorgefunden hat, habe ich bei *Phaseolicama magellanica* nicht konstatieren können. Vielleicht sind auch bei dieser Muschel solche Kalkzellen im äußern Mantel- und Körperepithel vorhanden, aber, wie sich bei der geringen Dicke der Schale vermuten läßt, sehr spärlich und wegen ungenügender Entwicklung schwer zu finden, was durch die häufig nicht gute Konservierung des mir zu Gebote stehenden Materials noch erheblich erschwert wurde. Das Epithel der Außenseite der äußern Mantelrandkante, welches eine Fortsetzung des äußern Mantelepithels ist, übertrifft letzteres um das Doppelte an Höhe. Proximalwärts von der äußern Kantenschneide sind die Epithelzellen schräg gestellt und zwar mit ihren distalen Teilen von dem Körper fortgerichtet. Dieselbe schräge Stellung der Epithelzellen findet sich auch an der Innenseite. Hier ist das Epithel hoch prismatisch (Fig. 3 *amk*). Bemerkenswert ist, daß dieses Prismenepithel keine Cilien trägt und sich an der Basis der Kante einrollt. Hieran schließt sich das kurz prismatische Epithel der Außenseite der mittlern Mantelrandkante, welches mit dem entsprechenden Epithel der äußern Mantelrandkante viel Ähnlichkeit hat, nur sind die Zellen sämtlich schräg gestellt, wie aus Fig. 3 *mmk* zu ersehen ist. Auch bei den Nuculiden (cf. STEMPPELL, 1898, p. 347, Fig. 3) und *Solemya* (STEMPELL, 1899, p. 101) findet sich diese schräge Stellung der betreffenden Epithelzellen. Von dem Epithel der Außenseite der mittlern Kante wird, wie bereits erwähnt, das Periostracum erzeugt, welches im Bogen nach außen umbiegt und sich auf die vom äußern Mantelepithel gebildete Schale

legt. Das Periostracum ist äußerst fest mit seinen Erzeugungsquellen verbunden, denn wenn man die Schale abreißt, bleibt dieser Teil des Periostracums immer haften. An der Innenseite der mittlern Kante befindet sich ein sehr hohes Prismenepithel, welches gut doppelt so hoch ist wie das entsprechende der äußern Kante. Auch hier sind die Epithelzellen proximal der Schneide etwas schräg gestellt. Im hintern ventralen Teil, wo die innere Mantelleiste weit vom Mantelrand zurücktritt, erstreckt sich das hohe prismatische Epithel nicht weiter nach innen als in den vordern Teilen; es geht vielmehr in ein kurz prismatisches über.

Die schräge Stellung der Epithelzellen an der äußern und mittlern Mantelrandkante, die an der Außenseite immer stärker hervortritt (besonders bei der mittlern Kante), kann man sich folgendermaßen erklären. Zu diesen Mantelrandkanten führen kräftige Muskelstränge. Ziehen sich letztere zusammen, so können die innern Teile der Kanten und die proximalen Teile der Epithelzellen dem Zuge folgen, während die distalen Teile der Epithelzellen an den Außenseiten durch ihre Befestigung mit der Schale bzw. mit dem Periostracum daran gehindert werden. Auch sind die Zugkräfte in den distalen Teilen bereits abgeschwächt, was namentlich für die schräge Stellung der Epithelzellen an den Innenseiten in Betracht kommt. Auf diese Weise kann man es auch verstehen, wenn die schräge Stellung an den Außenseiten deutlicher hervortritt als an den Innenseiten.

Das Epithel der innern Mantelleiste ist durchweg hohes Prismenepithel. An der Außenseite geht es allmählich in das Epithel der Innenseite der mittlern Mantelrandkante über, wobei es an Höhe etwas einbüßt; an der Innenseite geht es allmählich in das flache innere Mantelepithel über. Während nun das Epithel der äußern und mittlern Mantelrandkante längs des Mantelrands überall das gleiche Aussehen hat, weist das der innern Mantelleiste Verschiedenheiten auf. So trägt das Epithel der Innenseite in der hintern ventralen Mantelöffnung ein dichtes Cilienkleid. Dieses setzt sich nach vorn in dem nach innen gerichteten Epithel der ventralen Verwachsungsstelle fort; es teilt sich hinter der vordern Mantelöffnung in 2 Streifen, die sich jederseits an dem ventralen innern Mantelteile dorsal von der Mantelleiste nach vorn bis kurz hinter den Adductor anterior erstrecken. Nach einigen Autoren (PELSENEER 1891 p. 269; STEMPELL 1898 p. 408, 1899 p. 153 u. 154) ist der Teil des erwähnten Cilienepithels, das sich von dem Adductor anterior bis zum hintern Ende der vordern Mantelöffnung erstreckt,

drüsig und sensoriell differenziert und wird als vorderes palliales Sinnesorgan bezeichnet. Doch bei vorliegender Muschel finden sich in dem Prismenepithel keinerlei Andeutungen, welche demselben das Gepräge eines Sinnesorgans gäben. Das ganze, mit Cilien besetzte, hohe Prismenepithel, das sich erstreckt von der hintern ventralen Mantelöffnung bis kurz hinter den Adductor anterior, hat wohl nur den Zweck, die Wasserströmung zum Munde zu unterhalten (cf. STENTA, 1903).

Verfolgt man den dorsalen Mantelrand von der Analöffnung dorsalwärts nach vorn, so bemerkt man, wie nach einer guten Strecke zunächst die miteinander verwachsenen innern Mantelleisten immer kleiner werden und schließlich ganz verschwinden. Dann legen sich weiter nach vorn die beiden mittlern Mantelrandkanten mit ihren Innenseiten aneinander und verschmelzen, sodaß von dem hohen prismatischen Epithel nichts mehr zu sehen ist und nur das äußere, Periostracum bildende Epithel den so entstandenen Längswulst bedeckt. Dieser wird nach vorn zu immer kleiner und schmaler, bis er beim Einsetzen des Ligamentes ganz verschwunden ist. Auf dieser Strecke hinter dem Ligament gehen auch die äußern Mantelrandkanten ineinander über. Unter dem Ligament ist nur ein erhabener Wulst als dorsale Mantelfläche vorhanden. Den Innenraum dieses Längswulsts nimmt, abgesehen von dem vordern Teil, die Aorta anterior ein. Dieselben Verhältnisse bezüglich des Mantelrands beobachtet man beim Verfolgen desselben von der vordern Mantelöffnung an nach vorn und dorsalwärts; nur folgen hier die einzelnen Abschnitte schneller aufeinander, da das Ligament ziemlich weit vorn liegt.

Das Ligament ist ein äußeres. Es befindet sich dorsal vom Magen und erstreckt sich noch etwas weiter nach vorn. Bezüglich des Baues existieren hier dieselben Verhältnisse wie bei den Nuculiden (STEMPELL 1898, p. 360—363). Nur die mittlere Schicht des Ligaments, der sog. „Knorpel“, besitzt in seinem mittlern Abschnitt nicht eine solche Mächtigkeit, daß er an den betreffenden Stellen als die dickste Schicht gelten kann. Im übrigen will ich hierüber keine Worte weiter verlieren, da STEMPELL das Ligament der Nuculiden ausführlich beschrieben hat und eine Beschreibung des Ligaments von *Phaseolicama* nur eine Wiederholung der Ausführungen STEMPELL's wäre.

Das Mantelraumepithel, sowohl das innere Mantelepithel als auch das ventrale Körperepithel, ist, abgesehen von dem oben er-

wähnten Prismenepithel, ferner dem hohen Epithel zwischen den Mundlappen und dem Epithel der Fußwandung, welches weiter unten Berücksichtigung finden wird, ein gewöhnliches flaches Pflasterepithel. Das innere Mantelepithel ist fast gleichmäßig mit zahlreichen einzelligen Schleimdrüsen versehen, die sich in Hämatoxylin stark bläulich färben und erhabene Knötchen bilden. Diese Schleimzellen sind ferner zahlreich vertreten in dem Epithel, das den Adductor anterior umgibt, an den Spitzen der Mundlappen, an dem hintern dorsalen Teil der Fußwandung und im hintern ventralen Körperepithel.

Die Hautmuskulatur der dem Mantelraum zugekehrten vordern Körperseite, also die in dem Teil vor dem Fuß gelegene, ist ziemlich stark ausgebildet entgegen der Hautmuskulatur des übrigen ventralen Körperteils. Es befindet sich gleichsam unter dem Epithel eine dicke Muskelfaserschicht, deren Fasern sich größtenteils vom Fuß bis vorn zum Mantel hinziehen, meist nicht parallel der Körperlängsrichtung, sondern mehr parallel dem Verlauf der *Mm. protractores pedis anteriores*, was wohl auf die Einschiebung der Mundöffnung zurückzuführen ist. Die Hautmuskulatur geht in die Mantel- und Fußmuskulatur über und kann daher als ein Derivat derselben betrachtet werden. Bei den Nuculiden finden sich in dieser Hinsicht die nämlichen Verhältnisse (STEMPELL 1898, p. 345).

Der Mantel zeigt nur am Mantelrand eine kräftige Muskulatur, während der ganze übrige Teil keine nennenswerte Muskulatur aufweist.

Im Mantelrand kommen von der äußern und mittlern Kante ansehnliche Muskelbündel, die sich dorsal von der von diesen Kanten gebildeten Falte vereinigen (cf. Fig. 3); eine gute Strecke dorsalwärts setzen sie sich, indem sie dicht an dem äußern Mantelepithel entlang laufen, an der Schale fest und erzeugen hier die sog. Mantellinie. Fast gleichstarke Muskelstränge gehen von dieser Insertionsstelle aus zu der innern Mantelleiste und verzweigen sich in ihr nach allen Seiten. Die letztern Muskelbündel sind in ihren ventralen Teilen dem innern Mantelepithel mehr genähert und begrenzen mit den zu der äußern und mittlern Mantelrandkante führenden Muskelfasern einen spitzwinkligen Raum, durch den die Aorta posterior (Fig. 3 *ap*) ihren Weg nimmt; ferner verläuft in diesem Raum, jedoch nur in dem ventralen Teil des Mantelrands, an der Aorta entlang der Nervus pallialis (Fig. 3 *np*). Außer diesen Muskelfasern ziehen sich dicht unter dem Epithel noch zahlreiche kleinere und größere

längs des Mantelrands hin. Besonders kräftig ist diese Längsmuskulatur innerhalb der innern Mantelleiste namentlich im ganzen hintern Teil, wo die Mantelleiste weit vom Mantelrand zurücktritt, ganz besonders aber zu beiden Seiten der Analöffnung. Ferner ziehen sich weitere Muskelfasern, senkrecht zu der Längsmuskulatur, von einer Seite zur andern. Sie sind besonders deutlich an der ventralen Verwachsungsstelle zu sehen, wo sie im Bogen von den Kanten des einen Mantelrands zu denen des andern sich hinziehen. Wir haben hier also die 3 Hauptarten von Muskelsträngen, wie sie gewöhnlich am Mantelrand der Lamellibranchiaten gefunden werden (STEMPELL 1898, p. 349; 1899, p. 104; A. LANG 1900, p. 192). Abgesehen von den genannten Muskelfasern ziehen sich noch kleinere in den verschiedensten Richtungen im Mantelrand hin.

Bezüglich der übrigen Muskulatur kann ich mich kurz fassen. Zunächst fallen die beiden mächtigen, gleichstarken Adductoren auf (Fig. 1 *ada*, *adp*). Der Adductor anterior liegt in der ventralen vordern Ecke, nicht wie bei den meisten Muscheln mehr dorsal vor der Mundöffnung. Diese ventrale Verlagerung hat ihren Grund in der Lage des Ligaments. Letzteres liegt nämlich vorn dorsal und zwar nicht parallel der Längsachse des Körpers, sondern fast unter einem Winkel von 45° gegen dieselbe geneigt und zwar von hinten dorsal nach vorn ventral. Durch die erwähnte Lage des Adductors wird bewirkt, daß dieser ungefähr denselben Abstand von der Drehungsachse des Ligaments hat wie der Adductor posterior. Somit haben beide Adductoren bei gleicher Kraftaufwendung dasselbe Drehungsmoment, wodurch das Schließen und Öffnen der Schale regelmäßiger erfolgen muß. Der Adductor anterior besteht nicht aus einer kompakten Muskelmasse, sondern aus 2 ungleichen Muskeln einem dorsalwärts gelegenen kleinern und einem ventralwärts gelegenen größern, wie Fig. 1 *ada* zeigt.

Der Adductor posterior liegt ganz hinten dorsal. Nur der Darm und zu dessen Seiten 2 kleine Zipfel der Niere finden noch dorsal von ihm Platz. Durch eine nicht genau geführte Transversalebene ist der Adductor posterior in 2 gleiche Hälften geteilt, deren Muskelfasern verschiedene Dicke haben, und zwar sind die der vordern Hälfte dünner als die der hintern.

Was die feinere Struktur der Adductoren betrifft, so habe ich keine Querstreifung an den Muskelfasern bemerkt.

Außer den Adductoren sind zu erwähnen die kräftigen Muskeln,

welche zum Fuße führen. Es sind dies die *Mm. protractores pedis anteriores* und die *Mm. retractores pedis posteriores*.

Die *Mm. protractores pedis anteriores* entspringen eine gute Strecke dorsal von den Ansatzstellen des *Adductor anterior* auch von der Schale. Sie ziehen nach hinten zu den dorsalen, lateralen vordern Kanten des lamellenartigen Teils der Byssusdrüse, wobei sie sich etwas ventralwärts neigen und gegenseitig der Medianebene nähern, ohne sich zu vereinigen. Zusammengenommen stehen sie an Stärke einem *Adductor* nicht viel nach.

Dasselbe gilt auch von den *Mm. retractores pedis posteriores*. Sie sind dorsal etwas nach vorn von den Ansatzstellen des *Adductor posterior* an der Schale befestigt und ziehen nach vorn, wobei sie sich entsprechend ihrer dorsalen Insertionsstelle mehr als die *Mm. protractores pedis anteriores* ventralwärts neigen. Eine gute Strecke hinter dem Fuße vereinigen sie sich median zu einem kräftigen Muskel und ziehen so vereint zu der dorsalen hintern Ecke des lamellenartigen Teils der Byssusdrüse. Von den *Mm. retractores pedis posteriores* zweigt sich je ein kleiner, aber relativ ansehnlicher Muskelstrang an der ventralen Seite ungefähr in der Mitte ab. Diese vereinigen sich ebenfalls und ziehen zu der Muskulatur der hintern Fußwandung.

Die Bezeichnung *Mm. protractores pedis anteriores* ist nach dem Gesagten nicht ganz korrekt; es müßte richtiger heißen *Mm. protractores byssi anteriores* und entsprechend bei den *Mm. retractores*. Aber da die Byssusdrüse immer im Fuße liegt und ontogenetisch aus der Fußwandung entstanden ist, so kann man die allgemein übliche Bezeichnung beibehalten.

Ein *Musculus elevator pedis* ist nicht vorhanden und wird wahrscheinlich durch die ziemlich weit dorsal befestigten *Mm. retractores pedis posteriores* ersetzt.

Fuß und Byssusapparat.

Der zur langsamen Kriechbewegung dienende Fuß (Fig. 1 u. Fig. 9f) befindet sich ganz im vordern Mantelraume. Er hat nicht wie bei andern Muscheln — ich erinnere nur an *Anodonta* und *Cardium edule* — eine beilförmige Gestalt, sondern gleicht hierin einem Menschenfuße, nur ist der nach vorn gerichtete Teil mehr oder minder zylindrisch gestaltet und endigt vorn stumpf spitz. Auch zeichnet sich der Fuß nicht durch ansehnliche Größe aus; infolgedessen finden keine Teile des Verdauungskanal, der Leber, der

Geschlechtsorgane, ja nicht einmal das Pedalganglion im Fußplatze.

Bezüglich des äußern Aussehens ist die Fußwandung mannigfaltig gestaltet und gekräuselt, sodaß namentlich auf Sagittalschnitten, aber auch auf Frontalschnitten das Fußepithel eine mehr oder minder starke Schlangenlinie bildet. Nur an der vordern Spitze liegt das Epithel glatt an und geht nach hinten allmählich in die Wellenform über. Wahrscheinlich sind diese Epithelfalten nur eine Folge der Alkoholbehandlung.

Das mäßig hohe Epithel des Fußes ist durchweg prismatischer Art. Es ist jedoch nicht an allen Stellen gleich hoch, sondern im allgemeinen ist es an der ventralen Seite bedeutend höher, ja gut doppelt so hoch wie an der dorsalen; in den lateralen Teilen gleichen sich die verschiedenen Höhen aus. Überall ist das Epithel mit Cilien bekleidet (cf. GEORGÉVITSCH, 1895. p. 24), welche dieselbe Mannigfaltigkeit aufweisen wie die Epithelzellen. Die Cilien stehen an der ventralen Seite dichter und sind auch länger als an den übrigen Teilen. Dem entspricht auch die Cuticula, welche überall, besonders deutlich an der ventralen Seite, zu erkennen ist. Es ist diese Anordnung der Epithelzellen, Cilien und Cuticula ganz natürlich, weil an der ventralen Seite die Cilien vor allem in Betracht kommen für die Unterhaltung der Wasserströmungen im Mantelraume und deshalb die Cilien einen kräftigen Unterbau haben müssen (cf. STENTA, 1903).

Der ganze Fuß ist sehr muskulös; doch während sich die Muskulatur des fersenähnlichen Teils mehr auf die Wandung beschränkt, kann man den vordern zylindrischen Teil als ein einziges Muskelnetzwerk bezeichnen, abgesehen davon, daß die Aorta anterior und geringe Ausläufe der Byssusdrüse sich in ihn erstrecken. Muskelbündel verschiedener Dicke verlaufen in ihm kreuz und quer (cf. GEORGÉVITSCH, 1895. p. 24 u. 25), während in dem dorsalen und fersenähnlichen Teil des Fußes die Muskelstränge mehr geordnet erscheinen und meistens in dorsoventraler Richtung ziehen. Ganz besonders dicht ist die Muskulatur unterhalb des Epithels. Der zylindrische Teil des Fußes ist es nun, welcher durch die vordere Mantelöffnung geschoben wird und vorwiegend der Bewegung dient. Der fersenähnliche und dorsale Teil des Fußes bis dicht ventral vom Magen werden von dem für die Lamellibranchiaten charakteristischen Byssusapparat eingenommen. Dieser ist bei *Phaseolicama magellanica* prächtig entwickelt, was wohl darin begründet ist, daß

genannte Muschel an den unruhigen, stürmischen Küsten der Falkland-Inseln lebt und infolgedessen gezwungen ist, sich am Boden oder Steinen festzuheften, um nicht gar zu sehr ein Spielball der Wellen zu werden. In gleicher Weise ist der Byssusapparat bei *Modiolarca trapeziana*, die in der benachbarten Magalhaens-Straße gefunden ist, entwickelt (cf. PELSENEER, 1903, p. 44 u. 45).

Man kann beim Byssusapparat dreierlei unterscheiden:

1. Den Teil, der den Faden bildet.
2. Den Byssuskanal.
3. Den eigentlichen drüsigen Teil.

Der fadenbildende Teil liegt ganz dorsal im Fuße gleichsam in der Übergangsstelle vom Körper zum Fuß. Er hat im großen und ganzen die Gestalt eines elliptischen Kegels, dessen Spitze ventralwärts gerichtet und dessen längere Querachse der Längsachse des Körpers parallel ist. Dieser fadenbildende Teil ist ein Epithelialgebilde; er besteht aus Epitheliallamellen (cf. Fig. 4 u. 7 *el*), die eine bestimmte Anordnung haben. Man kann sich diesen Teil folgendermaßen entstanden denken.¹⁾ Zunächst hat sich jederseits von der ventralen Spitze aus dorsalwärts etwas lateral (und zwar in der Mitte mehr lateral als vorn und hinten) eine tiefe schmale Einstülpung gebildet, deren Lumen in den ventralen Teilen vorn und hinten ineinander übergeht. Der dorsale Teil jedes Einstülpungslumens bleibt kanalartig erweitert, wie aus Fig. 4 u. 7 *hel* zu sehen ist. Von diesen Haupteinstülpungslumina aus haben sich in dem zwischen ihnen gelegenen Teil des Fußes Nebeneinstülpungen gebildet. Dieser zwischen den beiden Haupteinstülpungslumina liegende innere Teil erweckt den Eindruck, als wenn von einem dreieckigen, in sagittaler Ebene liegenden Medianteil dorsoventral gerichtete Lamellen ausgehen, die in ihrer ganzen Länge an ihm befestigt und mit ihren äußern Teilen lateral nach vorn gerichtet sind, wie Fig. 7 *el* zeigt, gleichsam wie Blätter eines Buches, nur nehmen hier die Lamellen nach vorn und hinten an Länge und Breite ab. Von den beiden Haupteinstülpungslumina haben sich auch in den nach außen liegenden Teil Einstülpungen gebildet, die aber an Tiefe hinter den innern etwas zurückstehen.

Fassen wir eine der Lamellen, welche durch die Einstülpungen

1) Mit der folgenden Ausführung will ich natürlich nicht die ontogenetische Entwicklung schildern, sondern nur zum bessern Verständnis des Lesers den Apparat vor seinen Augen sich bilden lassen.

entstanden sind, näher ins Auge. Die Lamellen sind mit einem ziemlich hohen Epithel bekleidet, dessen prismatische Zellen einen in Hämatoxylin unfärbbaren, wenig sichtbaren Kern besitzen. Zwischen dem Epithel befindet sich eine schmale muskulöse Bindegewebslamelle. Das Epithel der Lamelle geht natürlich in das der Nachbarlamelle über. Überall ist das Epithel der Lamellen mit einem dichten Cilienkleid versehen. Von diesen Lamellen wird nun das klebrige, in Hämatoxylin stark färbbare Byssussecret geliefert, und zwar besorgen dies subepitheliale Zellen (Fig. 4 u. 7 *sz*), welche zwischen den Prismenzellen des Lamellenepithels eingezwängt sich vorfinden und sich in Hämatoxylin wie das Byssussecret dunkelblau färben. Äußerst feine Kanälchen¹⁾ führen von den Subepithelialzellen zwischen den Epithelzellen hindurch nach außen. Die Byssussubstanz tritt in sehr feinen Fäden durch diese Kanälchen in die Nebeneinstülpungslumina, wo sie zu Secretlamellen (Fig. 4 *sl*) vereinigt wird. Diese Secretlamellen gelangen in das Haupteinstülpungslumen, sodaß also zwei Hauptsecretlamellen vorhanden sind, welche sich ventral von der Spitze zum Byssusfaden vereinigen. Der Byssus stellt infolgedessen ein plattes lamellenartiges Gebilde dar, bestehend aus zwei Lamellen, wie ein Querschnitt durch den Byssuskanal- und Faden zeigt (Fig. 5 *bf*).

Dieser lamellenartige Teil des Byssusapparats hat mehreren Autoren Schwierigkeiten bereitet. THIELE (1892, p. 53 u. 54) wie auch CARRIÈRE, 1892. haben an den Lamellen eine fädige Schicht wahrgenommen und sind der Ansicht, diese Schicht, welche zweifellos den von mir beschriebenen Cilienbesatz darstellt, sei „eine fadenförmige Anordnung der aus den Zellen tretenden Byssussubstanz.“ THIELE begründet seine Ansicht damit, daß ein Cilienbesatz das Ankleben der Byssussubstanz an die Zellen verhindere und somit dem Byssusfaden jeder Halt genommen werde. Eine solche Ansicht ist völlig unhaltbar; denn wie soll das Byssussecret, wenn es überall an den Zellen festklebt, sich wieder lösen und von der Stelle gelangen können, damit ein Faden zustande kommt? Ohne das dichte Cilienkleid wäre bei dem klebrigen Byssussecret eine Fadenbildung vollständig ausgeschlossen. Der Cilienbesatz ist im Gegenteil dazu

1) Die Ausführungskanälchen sind so fein, daß ich sie erst bei starker Vergrößerung mit Ölimmersion bemerkte und auch da nur bei sehr wenigen, was aber genügt, um auf ihr Vorhandensein bei allen übrigen schließen zu können. Es war mir nicht möglich, sie in der Fig. 7 entsprechend dünn zu zeichnen.

vorhanden, um ein Ankleben des Secrets an die Zellen zu verhindern. Er vereinigt die unzählbaren feinen Secretfäden zu Lamellen, und wahrscheinlich dient er auch dazu, durch seinen Flimmerschlag die träge Byssusmasse von der Stelle zu bewegen. Auf diese Weise ist eine Fadenbildung möglich. Den erforderlichen Halt bieten nicht nur die zahllosen feinen Byssussecretfäden, sondern auch die Reibung der Secretlamellen an dem Cilienbesatz. Denn bei einem in Funktion befindlichen Byssusapparat (Fig. 4) waren die Epithellamellen dicht aneinander gedrängt, die Cilienschicht war gegen das Epithel gedrückt, sodaß es schwer fiel, überhaupt Cilien zu konstatieren.

Ein anderer Autor, BARROIS (1885, p. 14), will die Cilien nicht überall gesehen haben; er sagt: „les lamelles sont en maints endroits tapissées de cils vibratiles, mais je n'oserais l'affirmer sans restriction.“ Ich vermute, daß BARROIS nur solche Exemplare angetroffen hat, deren Byssusapparat in Funktion war. Wenn BARROIS aber glaubt, es seien keine Cilien vorhanden, so befindet er sich im Irrtum. Ich habe mich selbst daraufhin bei *Cardium edule*, dessen Byssusapparat er als typisches Beispiel beschreibt, davon überzeugt und habe überall dasselbe dichte Cilienkleid vorgefunden, wie es *Phaseolicama* besitzt und welches GEORGÉVITSCH (1895, p. 27) bei den von ihm untersuchten Exemplaren ebenfalls gefunden hat.

Der Byssuskanal (Fig. 4 u. 5 b/c) ist dorsoventral gerichtet und mündet an der ventralen hintern Fußkante in den Mantelraum. Bei einigen Exemplaren hatte sich auffallenderweise von dem dorsalen Teil des Byssuskanals ein zweiter abgezweigt, der dann immer mehr nach vorn mündete, ja bei einem Exemplar sogar dorsal von dem zylindrischen vordern Fußteil. Der Byssusfaden benutzte in solchen Fällen immer den mehr nach vorn gerichteten Kanal. Es läßt sich dieses Verhalten wohl so erklären, daß die Mündung des Byssuskanals zu sehr nach hinten gerückt ist und es infolgedessen mit Schwierigkeiten verbunden ist, den Byssus durch die vordere Mantelöffnung zu schaffen und sich an Gegenständen zu befestigen, wozu ein mehr nach vorn gerichteter Kanal bequemer ist.

Das Lumen des Byssuskanals stellt einen elliptischen Zylinder dar (cf. Fig. 5). Die Wandung ist aber nicht gleichmäßig gekrümmt, sondern weist Falten auf, besonders in der Nähe der Mündung. Sie ist stark muskulös; zahlreiche Muskelfasern führen von ihr zur Fußwandung. Das Epithel der Kanalwandung ist ein mäßig hohes Prismenepithel, das schon mehr als das Lamellenepithel den Charakter

des Fußwandungsepithels trägt. Auch hier findet sich überall ein dichtes Cilienkleid. Die vordere Hälfte des Epithels der Kanalmündung ist dicht mit subepithelialen Secretzellen ausgestattet, die meistens so dicht nebeneinanderliegen, daß von den indifferenten Epithelzellen nichts zu sehen ist.

Erwähnt sei an dieser Stelle, daß der dorsal von dem Byssuskanal gelegene, sich trichterartig erweiternde Teil der Byssusdrüse, dort also, wo die Haupteinstülpungslumina ineinander übergehen, an der Außenseite ein ausnahmsweise hohes Prismenepithel besitzt, das überdies noch in anderer Hinsicht auffällt; nämlich zwischen den Zellen des dorsalen Drittels befinden sich ziemlich distal gelegene Byssussecretzellen, die in der Richtung der Prismenzellachse gestreckt sind (Fig. 4).

Der dritte eigentliche drüsige Teil ist sehr ausgedehnt. Er umgibt den lamellenartigen Teil nach allen Richtungen sowie den Byssuskanal, erstreckt sich fast bis vorn in die Fußspitze, bricht sich oft in breiten Spalten Bahn zwischen den Muskelbündeln der vereinigten *Mm. retractores pedis posteriores* und zwischen den Muskelbündeln der *Mm. protractores pedis anteriores*. Dieser drüsige Teil wird, wie es für den Fuß charakteristisch ist, von zahlreichen Muskelfasern größerer und kleinerer Art und im ganzen nach vorn gerichteten Teil außerdem von der Aorta anterior durchzogen.

Die Drüsenzellen (cf. Fig. 4 u. 5 u. 7 *bdr*), welche alle möglichen Formen annehmen, sind meistens länglich; sie besitzen einen kugligen großen Kern mit deutlich wahrnehmbarem, in Hämatoxylin dunkelblau gefärbtem Nucleolus. Fast immer sind in dem Protoplasma konkrementartige Einlagerungen vorhanden in Form schwarzer Punkte, was jedoch auf Hämatoxylinfärbung beruht. Diese krümligen Einlagerungen vermehren sich in einigen Zellen mehr und mehr, bis von der Zelle als solcher nichts mehr zu erkennen ist. Auf diese Weise entstehen zuweilen mächtige Ansammlungen von Byssussubstanz, die sich namentlich in der Nähe des Byssuskanals und des fadenbildenden Lamellenteils vorfinden, wie aus Fig. 4 zu sehen ist.

Eine auffallende Erscheinung war bei einigen der von mir untersuchten Exemplare zu konstatieren, nämlich bei den nicht geschlechtsreifen Individuen — es waren dies nur männliche Tiere — war der Byssusapparat nicht in Funktion; weder waren Secretlamellen zwischen den Epithellamellen vorhanden, noch fanden sich in den Drüsenzellen starke pigmentartige Einlagerungen; kurz, der

ganze Byssusapparat war zusammengeschrumpft.¹⁾ Man kann wohl hieraus den Schluß ziehen, daß zwischen Genitalorganen und Byssusapparat eine enge Beziehung besteht, indem nämlich erstere bei der Entwicklung der Geschlechtsprodukte einen gewissen Reiz auf letzteren ausüben und dadurch denselben in Tätigkeit setzen. Vielleicht hat diese Einrichtung folgenden Sinn. Die weiblichen Tiere können sich bei Geschlechtsreife festsetzen und werden von den brandenden Wellen nicht hin und hergeworfen, was wohl für die Embryonen von Vorteil sein dürfte. Man kann aber auch die Vermutung hegen, daß es auf diese Weise den männlichen Individuen ermöglicht wird, sich in der Nähe von weiblichen Tieren festzusetzen, wodurch die Befruchtung der Eier vermittelt des Spermas erleichtert wird.

Verdauungssystem.

Der Verdauungskanal (Fig. 9) beginnt mit der hinter dem Adductor anterior gelegenen Mundöffnung, welche zugleich dorsal vom Adductor liegt, da derselbe, wie früher erwähnt, in die ventrale vordere Rundung gerückt ist. Der Mund öffnet sich ventralwärts. Der sich anschließende Ösophagus (*oes*) führt in einem fast gleichmäßig gekrümmten Bogen, parallel der vordern dorsalen Rückenlinie in den sackförmigen Magen; er mündet jedoch nicht in die vordere Spitze des Magens, sondern dorsalwärts etwas von dieser entfernt (*oesm*). Der Magen (*m*) erstreckt sich in der Richtung von vorn nach hinten mit meistens einer geringen Neigung von vorn dorsal nach hinten ventral. Der Darm (*d*) verläßt den Magen nicht, wie es bei manchen Muscheln der Fall ist, am hintern ventralen Ende, sondern an der ventralen Seite ungefähr am Ende des ersten Magendrittels. Er wendet sich zunächst nach vorn, wobei er zugleich ein wenig rechts lateral abweicht, biegt dann, nachdem er fast die Transversalregion der Magenspitze erreicht hat, rechts lateral nach hinten um. Bei dieser Umbiegung neigt sich der Darm mehr oder minder ventralwärts und verläuft ventral rechts lateral vom Magen nach hinten. Kurz vor dem Ende des Magens wendet er sich allmählich dorsalwärts und, soweit es der Magen gestattet, der Medianebene zu. Hat er diese hinter dem

1) Solche Exemplare boten den großen Vorteil, bei ihnen die Epithellamellen, Cilien, Epithelzellen und die subepithelialen Secretzellen deutlich erkennen zu können.

Magen erreicht, wendet er sich vollends nach hinten und nimmt seinen Weg fast parallel dem dorsalen Mantelrand, wobei er sich demselben nach hinten immer mehr nähert, durchbohrt auf diesem Wege in der für die meisten Muskeln charakteristischen Weise den Ventrikel des Herzens, führt zwischen den *Mm. retractores pedis posteriores* hindurch und weiter dorsal vom Adductor posterior entlang und mündet schließlich, indem er sich der hintern dorsalen Rundung des Adductor posterior genau anlegt, fast ganz ventralwärts in die Analkammer, welche durch die Analöffnung des Mantelrands mit der Außenwelt in Verbindung steht.

Hinter der Mundöffnung lateral befinden sich die Mundlappenpaare (Fig 1 *ml*). Die Mundlappen sind bei vorliegender Muschel wie bei ihrer Verwandten *Modiolarca trapezina* (cf. PELSENER, 1903, p. 44) ziemlich klein, weil sie zum guten Teil durch die Kiemen ersetzt werden. Die Insertionslinien der Mundlappen liegen nicht in einer Sagittalebene, sie divergieren vielmehr nach hinten voneinander und zwar die der äußern Mundlappen mehr als die der innern; infolgedessen verjüngt sich der jederseits zwischen den Mundlappen befindliche Raum dem Munde zu. Die innern Mundlappen hängen hinter der Mundöffnung mit ihren vordern Enden zusammen und bilden eine kleine Erhöhung, gleichsam eine Unterlippe (cf. STEMPPEL, 1899, p. 128). Die äußern Mundlappen, welche an Größe den innern etwas nachstehen, sind mehr nach hinten gerückt und zum großen Teil lateral am Mantel befestigt.

Bei der nähern Untersuchung der Mundlappen fällt sofort die große Verschiedenheit des Epithels auf. Es besitzen nämlich die innern Mundlappen an ihrer Außenseite, die äußern an ihrer Innenseite ein hohes prismatisches Epithel mit dicht stehenden Cilien, während die entgegengesetzten Seiten der Mundlappen ein niedriges Epithel aufweisen, das nicht die geringste Ähnlichkeit mit dem andern hat; auch der Übergang zwischen den beiden Epithelien ist ein plötzlicher und schroffer. Das Vorhandensein des Prismenepithels kann man folgendermaßen erklären. Die Mundlappen sind eigentümlich geformte und von ihrer ursprünglichen Stelle gerückte Lippen. GILMAN ARTHUR DREW (1906, p. 26) sagt: These organs are essentially lips, for their chief, if not only, function is the conduction of food into the mouth“. Daß wir es hier mit Lippen zu tun haben, ersieht man deutlich an dem Zusammenhang der innern Mundlappen hinter dem Mund. Es sind die innern Mundlappen aus der Unterlippe hervorgegangen, die äußern aus der Oberlippe. Da

nun die Außenseite der innern Mundlappen der Innenseite der Unterlippe entspricht und die Innenseite der äußern Mundlappen der Innenseite der Oberlippe, so ist das hohe Prismenepithel an den zugekehrten Seiten der Mundlappen jederseits als eine Fortsetzung des Oesophagealepithels anzusehen.

Der Ösophagus (*oes*) bildet eine schlauchförmige Röhre. Seiner ganzen Länge nach ist er, wie bereits angedeutet, mit einem hohen prismatischen Epithel ausgekleidet, das überall dicht mit Cilien besetzt ist (Fig. 2). Das Prismenepithel ist jedoch nicht gleichmäßig hoch, sondern zeigt Unregelmäßigkeiten. Durchweg ist es an der dorsalen und ventralen Seite bedeutend höher als an den lateralen Seiten, sodaß sich 2 laterale Längsrinnen (Fig. 2 *llr*) durch den Ösophagus hinziehen. Außerdem befindet sich fast bei allen an der dorsalen und ventralen Seite je eine Längsrinne, die schmaler und weniger tief sind. Infolge des Vorhandenseins dieser Längsrinnen zeigt das Lumen des Ösophagus auf einem Querschnitt Kreuzform, wie aus Fig. 2 zu ersehen ist. Zwischen den lateralen, dorsalen und ventralen Furchen laufen vielfach mit ihnen parallel noch unbedeutendere Längsfurchen, die aber kaum in Betracht zu ziehen sind. Die erwähnten Längsrinnen beginnen nicht gleich mit der Mundöffnung, sondern eine kleine Strecke von ihr entfernt entstehen sie allmählich und verflachen sich kurz vor der Mündung des Ösophagus in den Magen. Die lateralen Längsrinnen sind bei jedem Exemplar vorhanden; die dorsale und ventrale Furche fehlt bei sehr wenigen. An ihrer Stelle hatte sich dann ein mächtiger Längswulst gebildet, dessen Prismenzellen bis in die Mitte des Ösophagusquerschnitts reichten.

Die Mündung des Ösophagus in den Magen (*oesm*) war bei allen von mir untersuchten Exemplaren sehr eng, sodaß es nur den kleinsten Nahrungsteilchen, wie Diatomeen und andern kleinen Körnern, gelingen kann, den engen Kanal zu passieren. Vielleicht hat die enge Mündung die Aufgabe, das Eindringen von Sandkörnchen und Crustaceen in den Magen zu verhindern.

Der Magen (*m*), ungefähr 1 mm lang, ist im hintern Teil etwas dorsoventral abgeplattet (cf. Fig. 8). Das Magenepithel ist sehr mannigfaltig. Der hinterste Teil der Magenwand besteht aus einfachem flachen Epithel (Fig. 8), das sich an der ventralen Seite weiter nach vorn erstreckt als dorsal und lateral. Nach vorn geht das flache Epithel allmählich in hochprismatisches über, das, je weiter man nach vorn kommt, an Höhe immer zunimmt. An der

dorsalen und links lateralen Seite ist das Prismenepithel mit einer im Leben wohl gallertigen Cuticularmasse bedeckt, die sich in Hämatoxylin nur sehr wenig färbt. An der lateralen Seite etwas dorsal bildet die innere Magenoberfläche eine ziemlich scharf hervorragende Kante (Fig. 6), die nicht nur durch die verdickte Belegmasse selbst, sondern durch eine geringe Magenwandfurche und durch ausnahmsweise hochprismatische Zellen zustande kommt. Von dieser Kante aus nimmt der Belag nach allen Seiten allmählich an Höhe ab. Wir haben unzweifelhaft hier die „*flèche tricuspidé*“ (Fig. 6 u. 8 *ft*) vor uns, die nach allgemeiner Annahme zur Zerkleinerung der Nahrungsteile dient, eine Aufgabe, auf die besonders die laterale Längskante hindeutet. Was das übrige prismatische Epithel anlangt, so ist es mit einer dünnen Cuticula überzogen und mit Cilien versehen, welche die Cuticula durchbohren.

Am Magen sind noch die beiden Blindsäcke von Interesse. Der kleinere Blindsack (*dc*) befindet sich dorsal eine gute Strecke hinter der Mündung des Ösophagus; er ist nach links lateral gerichtet und zeigt mit der Spitze etwas nach vorn. Seine Wandung besteht aus hochprismatischem Epithel, das besonders beim Übergang vom Magen in den Blindsack durch seine Höhe auffällt. Die „*flèche tricuspidé*“ erstreckt sich in den Blindsack hinein.

Weit umfangreicher als der dorsale Blindsack ist der ventrale (*vc*) und augenscheinlich auch von größerer Bedeutung. Er entspringt mit weiter Öffnung gleich hinter dem Pylorus, jedoch nicht ganz ventral, sondern etwas links lateral und zeigt in den meisten Fällen 2 sekundäre Ausstülpungen, eine kleinere nach vorn und eine größere nach hinten gerichtete; die letztere ist gewöhnlich 3seitig pyramidenförmig gestaltet, da sie zwischen Magenwand, Körperwand und der dorsalen, linkslateralen Fußwand eingezwängt ist. Die Gestalt des ventralen Blindsacks ist bei den einzelnen Tieren verschieden. Ist Raum genug vorhanden, wie es bei einem Exemplar deutlich beobachtet werden konnte, so hängt der Blindsack ohne jede sekundäre Ausstülpung ventral unter dem Magen in Gestalt eines nach unten sich verjüngenden Sacks. Es sind daher die sekundären Ausstülpungen nur Formveränderungen infolge Platzmangels. Auch die Größe des Coecums scheint von dem zu Gebote stehenden Raum abzuhängen; denn bei einigen wenigen Exemplaren, bei denen ventral vom Magen mehr Raum vorhanden war, besaß der Blindsack bedeutende Dimensionen, sodaß er an Größe fast die Hälfte des Magens erreichte.

Das Epithel des ventralen Blindsacks ist hochprismatisch und ist mit straff aufrecht stehenden Cilien, besser gesagt Borsten, besetzt (cf. Fig. 8 *vc*). Bei einigen Exemplaren war das Epithel an der hintern rechtslateralen Seite der Mündung, also dort, wo Magen und Blindsack sich besonders gegenseitig drückten, in das Lumen vorgestülpt und bildete vielfach eine verwachsene Falte. Hier waren gewöhnlich infolge der starken Krümmung die hohen Prismenzellen voneinander getrennt und sahen auf einem Querschnitt durch die vorgeschobene Epithelwand aus wie ein mächtiger Büschel. Dieses Vorspringen der Epithelwand ist ebenfalls, wie oben angedeutet, eine Folge von Raummangel; indem sich nämlich Magen und Blindsack gegenseitig drängen, wird das Epithel in das Lumen vorgeschoben. Hierfür spricht noch die Tatsache, daß diese Eigentümlichkeit nicht bei allen Individuen zu bemerken war. z. B. bei denen, bei welchen durch mehr dorsale Verlagerung des Magens es ventral von ihm an Raum nicht fehlte.

Welchen Zweck die Coeca haben, läßt sich nicht bestimmt sagen. Ich möchte die Ansicht vertreten, daß der ventrale Blindsack infolge seiner Lage und des starken Borstenepithels die Druck- und Zugkräfte, welche den Magen vom Fuß her gefährden, abschwächt und so dem Magen wesentlichen Schutz bietet. Ob nun auch der dorsale Blindsack einen solchen Zweck zu erfüllen hat, lasse ich dahingestellt, da von der dorsalen Seite her dem Magen keine Gefahr droht.

Auf eine Erscheinung möchte ich noch hinweisen. Wenn man nämlich den Magen der Nuculiden betrachtet (cf. STEMPPELL 1898, p. 386, fig. 24), welcher an der ventralen Seite dasselbe merkwürdige Borstenepithel aufweist und durch eine tiefe Falte in einen dorsalen und ventralen Abschnitt geteilt wird, so läßt sich vermuten, daß der ventrale Teil einem solchen Blindsack, wie ihn vorliegende Muscheln an der ventralen Magenseite besitzen, entspricht. Hierfür spricht nicht nur die fast dorsoventrale Lage des Nuculidenmagens, sondern auch das eigentümliche Borstenepithel.

Der Darm (*d*) bildet, wie der Ösophagus, eine überall gleichmäßig weite, schlauchförmige Röhre. Das hochprismatische Epithel der Darmrohrwandung ist überall mit Cilien besetzt, welche aber bei weitem nicht so dicht stehen wie im Ösophagus. In dem Teil des Darmkanals, der an dem Fuß entlang führt, finden sich ähnliche Längswülste und Längsrinnen (cf. Fig. 8 *d*) wie im Ösophagus. Sie zeichnen sich hier durch große Mannigfaltigkeit aus, was wohl in

der verschiedenen Lage begründet ist, da der Darm bei den verschiedenen Exemplaren bald mehr, bald weniger zur Seite geschoben war. Ebenso finden sich Unebenheiten im Epithel am Ende des Darms dorsal vom Adductor anterior bis zum Ende hin.

Welchen Zweck haben nun die Längswülste und Längsrinnen im Ösophagus und Darm und wie sind sie entstanden? Ich möchte zunächst einer Ansicht entgegenreten, die man wohl hegen könnte, nämlich, daß diese Unebenheiten des Epithels dazu dienen, die Oberfläche des Lumens zu vergrößern, um so zur Aufnahme der verdauten Stoffe geeigneter zu sein. Diese Ansicht ließe sich wohl beim Darm verteidigen, aber beim Ösophagus wären dafür Gründe schwer anzugeben. Ich bin bezüglich dieser Frage der Meinung, daß wir es hier mit mechanischen Vorrichtungen zu tun haben, welche den Ösophagus und den Darm befähigen, Zusammendrückungen und Auseinanderziehungen in Transversalebene besser zu ertragen. Gesetzt den Fall, der Darm oder Ösophagus wäre mit gleich hohem Prismenepithel ausgekleidet, und es würde nun eine Zusammendrückung stattfinden, so würden an der innern Oberfläche die Zellen an zwei gegenüberliegenden Stellen Quetschungen, an den um 90° von ihnen entfernten Stellen Zerrungen erleiden. Da nun die Längsrinnen vorhanden sind, können sich die Längswülste um diese Längsrinnen drehen. Die kürzern Prismenzellen der Längsfurchen werden beim Zusammendrücken keinen nennenswerten Schaden erleiden. Es bilden somit die Längsfurchen gleichsam Scharniergelenke, um welche sich die Teile mit hochprismatischen Zellen drehen können. Auf diese Weise werden Quetschungen und Zerrungen fast ganz verhindert.

Die Entstehung dieser Längswülste und Längsrinnen läßt sich ontogenetisch durch die Wirkungen von Zusammendrückungen erklären. Da die Bewegungen des Fußes — denn diese sind die Ursache der Längsrinnen und Längswülste — von Jugend auf erfolgen und Ösophagus und der dem Fuße benachbarte Teil des Darms dadurch zusammengedrückt werden, so müssen an einigen Stellen ihrer innern Oberfläche die Prismenzellen infolge der Quetschungen im Wachstum hinter den übrigen zurückbleiben. Hierdurch ist auch die Erklärung für die lateralen Längsrinnen des Ösophagus gegeben, denn dieser führt zwischen den *Mm. protractores pedis anteriores* hindurch und hat bei allen Exemplaren dieselbe Lage. Durch diese Theorie läßt sich auch die Mannigfaltigkeit der Längsrinnen und Längswülste beim Darm erklären. Dieser ist nämlich bei den verschiedenen Exemplaren bald mehr bald weniger zur Seite geschoben;

daher sind auch die Wirkungen der Zusammendrückungen bei den einzelnen Individuen verschieden.

Die Leber (Fig. 1 *l*) besteht aus einem Wirrwar von Schläuchen. Sie liegt wie bei allen Muscheln im vordern Teil des Körpers, beginnt dorsal vom Adductor anterior, umgibt den Ösophagus und umgibt die vordere Magenhälfte. Die Leber besteht hier, im Gegensatz zu vielen andern Muscheln, aus zwei ganz symmetrischen Hälften, die schon äußerlich nach Abtrennung der Schale deutlich zu erkennen sind. Jede Leberhälfte mündet seitwärts in den vordern Teil des Magens (Fig. 9 *m*) mit einem kurzen, aber umfangreichen Schlauch, der fast halbkuglich gestaltet, jedoch bei den meisten Individuen in lateraler Richtung etwas in die Länge gezogen ist. In diesen Mündungsschlauch ergießen die zahlreichen kleinen Leberschläuche ihr Secret. Die Wandung des Lebermündungsschlauchs ist dünnhäutig.

Bezüglich des eigentlichen drüsigen Teils, der proximal von den Mündungen der kleinen Leberschläuche in den großen Mündungsschlauch beginnt, finden sich hier dieselben Verhältnisse wie bei den Nuculiden (cf. STEMPPELL, 1898, p. 388). Der drüsige Teil weist die typischen Körnerzellen auf. Es sind dies große, schwach gefärbte, nach dem Lumen des Schlauchs abgerundete Zellen mit kugligen, undeutlich sichtbaren Kernen. Die Zellen enthalten zahlreiche kuglige Secretkörner, die sich in Hämatoxylin dunkel färben und bei starker Vergrößerung die „Granula“ FRENZEL's (cf. STEMPPELL, 1898, p. 388) klar erkennen lassen. Zwischen diesen Drüsenzellen finden sich noch vereinzelt Zellen, die sich infolge stärkerer Hämatoxylinfärbung von den übrigen deutlich abheben, welche, wie STEMPPELL bemerkt, „eine gewisse Ähnlichkeit mit den GIANUZZI'schen Halbmonden“ in den Speicheldrüsen der Vertebraten“ haben.

Bezüglich des Verhältnisses zwischen Leber und Geschlechtsorganen wird im folgenden Abschnitt die Rede sein.

Genitalsystem.

Vorliegende Species ist getrenntgeschlechtlich. Die Geschlechtsorgane sind paarig und münden bei männlichen und weiblichen Individuen an derselben Stelle, nämlich hinter dem Fuß zu beiden Seiten der vereinigten *Mm. retractores pedis posteriores* kurz vor der Niere. Die Mündungen der Geschlechtsorgane führen bei beiden Geschlechtern in die innern Kiemengänge und sind rüsselartig in den Kiemerraum vorgestülpt. Ihr Epithel ist mäßig hochprismatisch

und spärlich mit Cilien versehen. Ihr ganzes Aussehen läßt darauf schließen, daß die Mündungen durch Einstülpung des Körperepithels entstanden sind, wofür auch der unvermittelte Übergang von Mündungsepithel zum eigentlichen Drüsenepithel spricht.

Bei männlichen Tieren ziehen die Geschlechtsschläuche von den Mündungen aus dorsalwärts und etwas nach vorn und lateral, umgeben den Darm und den hintern Teil des Magens und stoßen dorsal vom Magen zusammen. Sie haben in den ventralen Teilen taschenförmige Ausstülpungen und zwar fast überall dort, wo sich Raum dazu bietet, in den dorsalen Teilen verzweigen sie sich. Diese Verzweigungsschläuche schieben sich zwischen Magen und Körperwand nach vorn vor, umgeben meistens noch den hintersten Teil der Leber, nur selten erreichen sie den kleinen dorsalen Blindsack des Magens. Das Drüsenepithel ist mehrschichtig. Die kugligen Zellen sind klein und locker aneinandergelagert. Von diesen Zellen werden die Spermien in großer Menge gebildet, sodaß die Schläuche von ihnen ganz angefüllt sind. Diese gelangen durch die Mündungen in die innern Kiemengänge und mit dem Atemwasser nach außen. Die Spermien bestehen aus einem länglichen dicken Kopfteil, der eine ziemlich lange Geißel trägt.

In sterilem Zustand sind die männlichen Geschlechtsschläuche stark zusammengeschrumpft (cf. GILMAN DREW, 1906, p. 24). An Stelle des mehrschichtigen Drüsenepithels ist einschichtiges getreten. Sehr auffallend war bei solchen Exemplaren die mächtige Entwicklung der Leber, welche sich bis hinter den Magen zum Pericard erstreckte, ja letzteres oft noch weiter zurückgedrängt hatte. Es scheint demnach ein inniges Verhältnis zwischen Leber und Gonadenprodukten zu bestehen, indem sich letztere auf Kosten der Leber entwickeln. Ein ähnliches Verhältnis hat STEMPPELL bei *Solemya togata* POLI zwischen Geschlechtsprodukten und der „flèche tricuspidé“ festgestellt. Somit läßt sich die Vermutung aussprechen, daß bei vielen Muscheln die Geschlechtsprodukte sich auf Kosten anderer Organe bilden.

Die weiblichen Geschlechtsorgane haben im großen und ganzen dieselbe Lage wie die männlichen. Sie erweitern sich von den Mündungen an allmählich zu riesigen Schläuchen, die zuweilen an Umfang die halbe Größe des Magens erreichen. Da sie zwischen Magen und Körperwand eingezwängt sind, zeigen sie tiefe Faltungen, auch einige wenige taschenförmige Ausstülpungen, nur selten kürzere sekundäre Schläuche. Im allgemeinen haben die weiblichen Ge-

schlechtsschläuche einen einfachern Bau. Das Epithel ist einschichtig. Die länglich kolbenförmigen Zellen sind dicht gedrängt an der Basalmembran befestigt (cf. Fig. 11). Das Protoplasma der Epithelzellen hat nach Hämatoxylinfärbung ein graublaues Aussehen. Der ziemlich große kugelförmige Kern ist hellbläulich gefärbt und enthält einen dunkelblau gefärbten Nucleolus. Aus diesen Zellen entwickeln sich die Eier, indem sich eine Epithelzelle vergrößert und die Nachbarzellen verdrängt. Diese wachsen um das in Entstehung begriffene Ei herum und umgeben es an der dem Lumen zugekehrten Seite, somit ist das Ei teils von der Basalmembran und im übrigen von Follikelepithel (Fig. 11 *fe*) umgeben. Das Ei wird nun immer größer und löst sich allmählich von der Basalmembran ab. Die Zellhülle wächst hierbei mit, und nach Ablösung des Eies von der Basalmembran umgibt sie dasselbe vollständig. Mit der Zeit geht das Follikelepithel verloren, und das Ei ist fertig. Die Eier sind riesige Zellen: sie haben vielfach einen Durchmesser von 0,1 mm. Die Eihaut ist sehr dünn, aber hinreichend sichtbar. Die Farbe des Eies stimmt nach Hämatoxylinfärbung mit der der Epithelzellen überein. Das hellbläuliche Keimbläschen (Fig. 10 *Kb*) läßt das achromatische Kerngerüst erkennen, doch besitzt es, im Gegensatz zu den Keimepithelzellen, zwei Nucleolen (Fig. 10 *nu*), von denen der eine bedeutend größer ist als der andere. Die Nucleolen besitzen an gehärtetem Material eine große Härte, denn jedesmal, wenn sie vor das Mikrotommesser geraten waren, waren sie aus ihrer Stellung verdrängt, aber nie zerschnitten.

Die Eier gelangen in die innern Kiemen. Hier werden sie von Spermien befruchtet und entwickeln sich in diesem geschützten Raum zu vollkommen ausgebildeten Muscheln. Es sind bei vorgerückten Embryonen alle Organe zu erkennen, besonders der verhältnismäßig sehr umfangreiche Byssusapparat. Auch die Schale besitzt schon eine beträchtliche Festigkeit. Es ist anzunehmen, daß die Embryonen, da sie vor dem Verlassen der Entwicklungsstätte zu fertigen Muscheln sich entwickelt haben, lange Zeit innerhalb der Kiemen sich befinden. Bei der Größe der Embryonen sind in seltenen Fällen höchstens gegen 20 in dem Kiemenraum anzutreffen.

Wir haben somit ein Beispiel von Brutpflege¹⁾ vor uns, die ja

1) Über die Brutpflege und das Nervensystem von *Phaseolicama magellanicum* habe ich bereits eine kurze Veröffentlichung gemacht in: SB. naturhistor. Ver. preuß. Rheinlande Westfalen, Bonn 1907, und zwar in der Abteilung: SB. med. naturw. Ges. Münster.

auch durch den Aufenthaltsort der Muschel begründet ist. *Phaseolicama magellanica* lebt, wie bereits erwähnt, an den Küsten der Falklands-Inseln, welche von dem kalten Kap-Horn-Strom umspült werden. Ebenso findet sich bei der benachbarten Verwandten *Modiolarca trapezina*-Brutpflege vor (cf. PELSENER 1903, p. 45 u. 46). Bekanntlich findet sich Brutpflege bei Süßwasserformen und solchen Muscheln, die in arktischen Meeren leben, vermutlich weil die Temperaturverhältnisse ungünstig sind und eine schnelle Entwicklung für die Erhaltung der betreffenden Arten vonnöten ist.

Circulationssystem.

Der große Pericardialraum liegt im hintern Teil des Körpers und wird von einer zarten Haut, dem Pericard, umgeben. Seinen größten Umfang hat er vor den Nieren, wo er den ganzen Körperraum ausfüllt und ventral von ihm nur die *Mm. retractores pedis posteriores* hinziehen. Der ganze dorsale Teil des Pericards liegt unmittelbar unter der Rückenhaut; daher zeigt das Pericard in seinem dorsalen Verlauf eine gleichmäßige Krümmung. Anders ist es an der ventralen Seite. Wenn man von der Stelle der größten Ausdehnung nach hinten geht, wachsen die Nieren median schnell an und drängen die ventrale Pericardialwand immer mehr dorsalwärts und nach den Seiten. Bereits eine gute Strecke vor dem Adductor posterior hat der Pericardialraum sein Ende gefunden. Geht man von dem Teil der größten Ausdehnung nach vorn, so steigt die ventrale Wand des Pericards ziemlich steil dorsalwärts an. Denn hier nehmen die üppig entwickelten Geschlechtsorgane einen ansehnlichen Raum in Anspruch, oder an ihre Stelle tritt bei sterilen Exemplaren die mächtig entwickelte Leber. Nur ganz dorsal und median verläuft die ventrale Pericardialwand etwas schräger nach vorn, bis sie etwas weiter nach vorn mit dem Pericardialraum endigt. Der Pericardialraum wird vom Darm durchzogen. Durch die ventrale Pericardialwand in ihrem vordern dorsalen Teil nimmt die Aorta anterior ihren Weg. Ferner wird die ventrale Pericardialwand von den Branchioatrialöffnungen durchbrochen. In der Nähe letzterer liegt jederseits der Renopericardialtrichter.

In dem Pericardialraum befindet sich das Herz (Fig. 9), bestehend aus einem langgestreckten Ventrikel (*v*) und den beiden Vorhöfen (*a*). Jedoch wird das Herz nicht vollständig vom Pericard eingeschlossen, denn das hinterste Viertel des Ventrikels liegt außerhalb. Der schlauchförmige Ventrikel wird seiner ganzen Länge

nach vom Darm durchbohrt. Der Ventrikel beginnt gleich nach dem Eintritt des Darms in den Pericardialraum, dort wo der Darm von seinem dorsalwärts der Medianebene zu gerichteten Lauf nach hinten umbiegt, und endigt dorsal vorn vom Adductor posterior. Gleich vorn erweitert sich der Ventrikel ziemlich stark, nimmt aber auch ebenso schnell nach hinten ab und umschließt den Darm in seinem weiteren Verlauf nach hinten ziemlich eng. Das Ventrikelepithel bildet eine muskulöse Haut, gleichsam ein dichtes Flechtwerk von Muskelfasern. Der erweiterte vordere Teil ist ganz besonders muskulös. Es sind mehrere kräftige Muskelstränge vorhanden, die meistens in Transversalebene durch das Lumen verlaufen und je zwei Punkte des Ventrikelepithels verbinden. Diese scheinen ganz besonders geeignet zu sein, durch Kontraktionen das Volumen des Ventrikels zu vermindern und dadurch das Blut durch die Aorten in den Körper zu treiben. Außerdem zeigt das Ventrikelepithel des erweiterten Teils drüsigen Charakter. Die bedeckenden Epithelzellen sind dicht gedrängt. Die ganze Oberfläche ist kraus und faltig. Wir haben es hier offenbar mit einer Pericardialdrüse zu tun (s. GROBBEN 1888).

Vom Ventrikel geht vorn dorsal vom Darm die Aorta anterior ab (Fig. 9 *aa*). Sie durchbricht sofort das Pericard und verläuft medianventral von demselben dorsalwärts nach vorn, nimmt dann, nachdem sie den Pericardialraum hinter sich gelassen hat, ihren Weg in der medianen, dorsalen Längsfurche unterhalb des Ligaments weiter nach vorn. Auf diesem Weg beim dorsalen Blindsack des Magens angekommen, senkt sich die Aorta anterior auf den Magen hinab und verläuft auf demselben nach vorn ventralwärts, biegt um die Mündung des Ösophagus in den Magen, und, ventral vom Ösophagus angekommen, sendet sie einen ansehnlichen Zweig an der ventralen Seite des Magens ventralwärts nach hinten, der beim ventralen Blindsack des Magens noch deutlich zu sehen ist, aber weiter nicht verfolgt werden konnte. Der Hauptzweig führt ventral vom Ösophagus diesem parallel bis hinter die Mundöffnung, biegt hier nach hinten um, verläuft in dieser Richtung nach hinten ventral vom Pedalganglion, tritt dann in den vordern Teil der Byssusdrüse ein und begibt sich ventralwärts und weiter nach vorn in die nach vorn gerichtete Fußspitze.

Gleich zu Beginn der Aorta an dem Ventrikel befindet sich eine Aortenklappe (Fig. 14 u. 15 *akt*), ein häutiges, muskulöses Gebilde, das an seinem vordern medianen Teil mit dicht gedrängten drüsenartigen Zellen besetzt ist. Die Aortenklappe ist an der ven-

tralen und den ventrallateralen Wänden der Aorta befestigt und nach vorn dorsalwärts gerichtet. Sie gestattet dem Blut, beim Zusammenziehen des Ventrikels ungestört in die vor der Aortenklappe sich erweiternde Aorta zu treten, verhindert aber wirksam ein Zurückfließen des Bluts, da dieses beim Zurückfließen die Aortenklappe gegen die dorsale Aortenwand preßt und so die Öffnung schließt.

Vom hintern Ende des Ventrikels geht lateral vom Darm jederseits eine Aorta posterior ab (Fig. 9 *ap*), die bedeutend dünner ist als die Aorta anterior. Eine kurze Strecke nach dem Verlassen des Ventrikels entsendet jede Aorta posterior einen Zweig an der dorsalen Seite, der sich dorsalwärts nach vorn wendet und dem dorsalen Mantelrand folgt. Die Hauptzweige verlaufen an den lateralen Seiten des Darms nach hinten ventralwärts und nehmen dann weiter ihren Weg längs des Mantelrands ventralwärts und nach vorn (s. unter Mantelrandmuskulatur) bis kurz vor dem Ligament, wo sie enden. Einen Bulbus arteriosus, wie ihn GROEBEN (1891) bei manchen Muscheln beschreibt, habe ich nicht ausfindig machen können; auch war hier keine Aortenklappe zu konstatieren.

Die beiden umfangreichen Vorhöfe liegen dort im Pericardialraum, wo er die größte Ausdehnung besitzt. Sie münden lateral etwas ventral in den erweiterten muskulöseren Teil des vordern Ventrikels. Die Mündung bildet eine sehr dünne Röhre (cf. Fig. 13 *aoe*), die sich weit in das Lumen des Ventrikels vorschiebt, ja fast die Darmwandung erreicht. Eine besondere Muskulatur ist an der Atrioventricularöffnung nicht zu sehen und auch überflüssig, da der enge Kanal bei Kontraktionen des Ventrikels von dem umgebenden Blute zusammengedrückt wird; daher ist ein Zurückfließen des Bluts in die Arterien nicht möglich. Die Vorhöfe hängen nicht ganz ventralwärts, sondern mehr ventral-lateral am Ventrikel und nehmen ventralwärts schnell an Umfang zu. Sie haben das Aussehen eines nach oben sich verjüngenden, unten umfangreichen Sacks, der dem ventralen Pericard aufsitzt und zum Teil den vordern Abschnitt der Niere überdacht. Durch je eine relativ große Branchioatrialöffnung (Fig. 9 *bae*) empfängt der Vorhof von den Kiemen das arterielle Blut. Bei der Branchioatrialöffnung habe ich ebenfalls keine besondere Muskulatur feststellen können, welche dazu diente, die Öffnung zu verschließen und ein Zurückfließen des Bluts zu verhindern.

Das Epithel der Atrien geht ventral von den Branchioatrialöffnungen in das Pericardialwandepithel über. In seiner ganzen Ausdehnung trägt das Vorhofepithel noch mehr als das des er-

weiterten Teils des Ventrikels einen ausgesprochen drüsigen Charakter. Die großen Zellen mit den in Hämatoxylin dunkel gefärbten Kernen und den concrementartigen Protoplasmaeinlagerungen, die kräuselige und faltige Oberfläche lassen klar erkennen, daß wir es hier mit einer Pericardialdrüsen zu tun haben, die sich, wie oben erwähnt, auf den erweiterten Teil des Ventrikels erstreckt.

Excretionssystem.

Die beiden symmetrischen Nieren bilden ansehnliche Säcke, die auf kurzem Raum zusammengedrängt sind und daher keine sehr lang gezogene Gestalt zeigen, wie es bei andern Muscheln der Fall ist. Hinter dem Pericardialraum haben die Nieren die größte Ausdehnung, denn sie nehmen hier fast den ganzen Körperraum ein. Die beiden Nieren liegen ventral vom hintern Teil des Pericardialraums und erstrecken sich hinter demselben bis vor den Adductor posterior. Median von den Branchioatrialöffnungen nehmen sie ihren Anfang, dehnen sich nach hinten zu immer mehr dorsalwärts und nach den Seiten aus und verdrängen allmählich den Pericardialraum. In dem Teil hinter dem Pericardialraum bis vor den Adductor posterior gelegenen Teil füllen sie fast den ganzen Körper aus und endigen vor dem Adductor posterior; nur am dorsalen Teil befindet sich ein verlängerter Zipfel, der erst dorsal vom Adductor posterior endet und in ganz seltenen Fällen sich bis hinter den Adductor posterior erstreckt. Zwischen den Nieren hindurch ziehen die *Mm. retractores pedis posteriores*, die auf ihrer schrägen dorsalwärts und nach hinten gerichteten Bahn sich mehr und mehr von einander entfernen. Infolgedessen schneiden sie in die Nieren eine von median ventraler Seite ausgeführte, tiefe Furche ein. Diese ist vorn flach, nimmt aber nach hinten immer mehr an Tiefe zu, bis sich schließlich ein flacher Lappen dorsal auf den *Musculus retractor pedis posterior* legt und weiter nach hinten zwischen den beiden Muskeln herunterhängt, wie auf einem Querschnitte zu sehen ist (cf. Fig. 16). Je weiter man nach hinten geht, um so tiefer wird dieser Einschnitt, bis kurz vor der Befestigungstelle des *Musculus retractor pedis posterior* an der Schale jede Niere in 2 ungleiche Teile gespalten ist, einen größern äußern und einen kleinen innern. Der innere Zipfel ist es nun, welcher sich bis dorsal vom Adductor erstreckt.

Als Excretionsorgan steht die Niere natürlich mit der Außenwelt in Verbindung und zwar öffnet sie sich an dem vordersten Zipfel ventral mit einem unscheinbaren, schwer zu findenden Kanäl-

chen in den Mantelraum. Die Nierenmündung (Fig. 17 *noe*) liegt in geringer Entfernung hinter der Gonadenmündung; auch trägt ihr Epithel den Charakter des Gonadenmündungsepithels. Eine Verbindung der beiden Nieren unter sich, wie sie PELSENEER bei der Verwandten *Modiolarca trapezina* (1903, p. 45) vorgefunden hat, ist hier nicht vorhanden. Mit dem Pericardialraum steht jede Niere durch den Renopericardialtrichter in Kommunikation (Fig. 16 u. 17 *rpt*). Der Trichter liegt median neben der Branchioatrialöffnung und geht in einen dünnen Kanal über, der mit dem Musculus retractor pedis posterior parallel verläuft und zwar in der medianen Nierenfurche an der nach außen gerichteten Wand, an der sich hier eine Längsrinne gebildet hat (cf. Fig. 16 *nk*). Im hintern dorsalen Teil mündet der Nierenkanal in die Niere.

Bezüglich der histologischen Verhältnisse ist zu bemerken, daß das Epithel einschichtig ist. Die Epithelzellen sind ziemlich groß und nach dem Nierenlumen hin fast halbkugelförmig abgerundet (cf. Fig. 16). Der kuglige Zellkern läßt nach Hämatoxylinfärbung einen Nucleus erkennen. Das Epithel des Verbindungskanals zwischen Niere und Pericardialraum gleicht dem der Niere und ist mit Cilien bekleidet, die um so dichter stehen, je mehr man sich der Mündung in den Pericardialraum nähert. An dem Nierenepithel habe ich zwar keine Cilien konstatieren können, aber aus einem feinen Gerinnsel ist wohl auf das Vorhandensein von Cilien zu schließen.

Das Epithel der Niere und des Verbindungskanals ist nicht überall gleichmäßig hoch, ich muß vielmehr auf eine Ausnahme hinweisen. Nämlich der Längsstreifen des Nierenepithels, welcher dem Verbindungskanal anliegt, ist stark abgeflacht und zwar im dorsalen Teil stärker, während die Zellen nach vorn ventral dem übrigen Epithel allmählich gleichkommen. Ebenso hat die von dem erwähnten Epithelstreifen bedeckte Epithelwand des Verbindungskanals an Dicke eingebüßt, wobei sich dieselbe Abstufung von vorn nach hinten verfolgen läßt.

Respirationssystem.

Wie gewöhnlich treffen wir auch bei *Phaseolicama magellanica* jederseits 2 Kiemen an, die jedoch nicht vollständig nebeneinander gelagert sind, wie es der Entwicklung entspräche. Während die äußern Kiemen (Fig. 1 *ak*) in dem hinter dem Fuß befindlichen Mantelraum sich vorfinden, erstrecken sich die innern Kiemen (Fig. 1 *ik*) bis vorn in den Mantelraum. Jederseits beginnen die

innern Kiemen zwischen den auf der betreffenden Seite befindlichen Mundlappen. Vorn sind die Insertionslinien der auf- und absteigenden Lamelle vereinigt; sie trennen sich aber kurz dahinter und vereinigen sich im weitem Verlauf nach hinten nicht wieder. Die Befestigungslinie der absteigenden Lamelle verläuft in dem Winkel, den Körper und Mantel miteinander bilden, wobei sie sich von der entsprechenden der andern Seite mit der nach hinten zunehmenden Körperbreite entfernt. Die Anheftungslinie des aufsteigenden Kiemenblatts zieht ungefähr in gleicher Sagittalebene nach hinten dicht am Fuß vorbei. Hinter dem Fuß nähert sie sich ziemlich schnell der entsprechenden der andern Seite und vereinigt sich mit ihr median. Kurz hinter der Vereinigungsstelle lösen sich die vereinigten Kiemenlamellen vom Körper los und sinken nach hinten immer mehr in den Mantelraum.

Die äußern Kiemen beginnen lateral von den innern in dem Winkel des Mantelraums ungefähr in gleicher Transversalregion mit dem Kanal der Byssusdrüse. Vorn sind auch hier die Insertionslinien des auf- und absteigenden Kiemenblatts verschmolzen, trennen sich aber etwas weiter nach hinten. Während nun das aufsteigende Kiemenblatt jederseits bis zum hintersten Ende in dem dorsal lateralen Winkel des Mantelraums mit dem Körper verbunden ist, vereinigt sich weiter nach hinten die Insertionslinie des absteigenden äußern Kiemenblatts mit der des absteigenden innern Kiemenblatts, und erst hier kann von einer gemeinsamen Ctenidiumachse die Rede sein. Diese rückt nach hinten mehr der Medianebene zu, bis sie ungefähr die Mitte der betreffenden Hälfte erreicht hat. In dieser Stellung zieht sie weiter nach hinten ventral von der Branchioatrialöffnung und empfängt eine gute Strecke hinter derselben den Nervus branchialis. Hinter der Eintrittsstelle des Nerven löst sich die Ctenidiumachse vom Körper ab und sinkt nach hinten immer tiefer in den Mantelraum. Vorn von der gemeinsamen Ctenidiumachse angefangen bis zum hintern Ende des Kiemensystems zeigt dieses auf Querschnitten die Gestalt eines Doppel,,w“. Nach hinten zu nehmen die einzelnen Bogen allmählich ab, sie verflachen mehr und mehr, bis ganz hinten nur noch ein kleiner Halbkreis zu sehen ist.

Bei einem Vergleich der innern und äußern Kiemen fällt sofort auf, daß die innern bedeutend umfangreicher sind als die äußern, was wohl in ihrer Bestimmung zur Aufnahme der Geschlechtsprodukte zusammenhängt. Besonders auffällig ist der Unterschied bei weiblichen Individuen. Die Gestaltung des Kiemensystems läßt

sich nur so erklären, daß bei der embryonalen Entwicklung die innere Ctenidiumlamelle sich nach vorn ausgedehnt hat und ihre Filamente länger geworden sind.

Die einzelnen Kiemenblätter bestehen bekanntlich aus zahlreichen Filamenten, die in der Richtung der Ctenidiumachse zusammengedrückt sind, sodaß sie wie schmale lange Lamellen nebeneinander liegen. Die Filamente sind in ihrer Ebene umgebogen und mit den äußern Enden am Körper befestigt. Die Filamente hängen nicht lose nebeneinander, sondern sind durch interfilamentäre Brücken miteinander verbunden (RIDEWOOD 1903, p. 169; PELSENEER 1891, p. 240). Diese verlaufen senkrecht zu den Filamenten an der interlamellären Seite des ganzen Kiemenblatts hin. Infolgedessen muß ein Kiemenblatt von seinem Innenraum aus betrachtet ein rechteckiges Netzwerk darstellen (cf. RICE 1898, p. 40). Von dem Außenraum kann man nur die Filamente sehen, da die Verbindungsbrücken infolge des dichten Nebeneinanderliegens der Filamente und ihres dichten Cilienkleids nicht sichtbar sind. Durch die interfilamentären Verbindungsbrücken ziehen sich feine Bindegewebsfibrillen und vielleicht auch einige Muskelfasern hin, welche dem ganzen mehr Halt und Festigkeiten geben.

Außer den interfilamentären Verbindungen existieren noch interlamelläre zwischen den auf- und absteigenden Filamentästen (cf. RIDEWOOD 1903, p. 173; PELSENEER 1891, p. 240). Diese finden sich bei erwachsenen Tieren nur noch an den ventralen Teilen, wo die absteigenden Äste in die aufsteigenden übergehen und somit einander genähert sind. Bei den äußern Kiemen sind sie zahlreicher vorhanden, da hier die ab- und aufsteigenden Äste infolge starker Ausdehnung der innern Kiemen näher zusammengedrückt sind. Im Jugendstadium müssen die interlamellären Verbindungen überall gleichmäßig vorhanden sein, da bei den erwachsenen Tieren ihre Ansatzstellen deutlich zu beobachten sind. Die interlamellären Verbindungen weisen keinerlei Muskulatur auf, sie stellen von dünnem Epithel gebildete, mannigfaltig gestaltete Röhren dar, die von den interfilamentären Brücken ausgehen. Sie werden von manchen Autoren (RICE 1898, p. 40; u. A.) als Blutbahnen bezeichnet, was PELSENEER (1891) in Abrede stellt, doch kann ich ihm darin nicht beipflichten.

Gehen wir nun etwas näher auf den Bau eines Filaments ein. Ein solches enthält ein schmales Blutgefäß (RICE 1898, p. 39), das von einer chitinartigen Stützsubstanz eingefaßt ist und dadurch eine

gewisse Festigkeit erhält. Die Stützsubstanzlamellen färben sich in Hämatoxylin dunkelblau, sie gehen an der nach außen gerichteten Seite des Kiemenblatts ineinander über. Nach der andern Seite hin nehmen sie allmählich oder auch sprungförmig an Dicke zu und sind hier ziemlich genähert, sodaß das Blutgefäß fast als ein geschlossenes betrachtet werden kann, zumal die enge Kommunikation mit den interfilamentären und den wenigen interlamellären Verbindungsbrücken die ganze Blutzirkulation innerhalb der Kiemen nicht zu einer vollständig irregulären macht. Durch die interfilamentären Verbindungsbrücken hängen die Stützsubstanzlamellen mittels mehr oder minder dicken Fasern von derselben Substanz mit den anliegenden der benachbarten Filamente zusammen (cf. auch STEMPELL 1899, p. 140; RIDEWOOD 1903, p. 166). Auf diese Weise wird der Zusammenhang der Filamente untereinander noch mehr gefestigt. Diese verbindenden Stützsubstanzfasern sind oft von großer Feinheit und können leicht mit Muskelfasern verwechselt werden. Die Stützsubstanzlamellen sowie die verbindenden Fasern sind, aller Wahrscheinlichkeit nach zu urteilen, ein Absonderungsprodukt des sie bedeckenden Filamentepithels.

Auf einem Querschnitt zeigt das Filamentepithel folgenden Bau. An der interlamellären Seite befinden sich einige Zellen, die keine Besonderheiten aufweisen. Auf diese folgen zu beiden Seiten einige Zellen, welche den dicken Teil der Stützsubstanzlamelle absondern. An diese schließen sich 2—3 Zellen, unterhalb deren die Stützlamelle an Dicke schon abnimmt. Sie besitzen eine ansehnliche Cuticula, die infolge intensiver Hämatoxylinfärbung deutlich in die Augen fällt. Diese Zellen tragen ein mächtiges dichtes Cilienbüschel. Die Cilien sind so lang, daß sie bequem die Zellen des benachbarten Filaments erreichen können. RIDEWOOD (1903, p. 163 u. 164) nennt sie treffend Lateralcilien. Die Lateralcilien greifen in die des benachbarten Filaments ein und bewirken so einen noch innigern Zusammenhang der Filamente. Auf die letztgenannten Zellen folgen bis zur frontallateralen Ecke mehrere cilienlose Zellen. Die Zellen der frontallateralen Ecke haben fast dreieckige Gestalt; es sind ihrer gewöhnlich zwei, mitunter auch nur eine einzige. Sie besitzen eine ansehnliche Cuticula, welche jedoch etwas hinter derjenigen der Lateralzellen zurücksteht, ebenso ist auch das immerhin starke, dichte Cilienbüschel nicht von solcher Mächtigkeit wie bei den Lateralzellen. Die Lateralzellen und die frontallateralen Eckzellen waren fast immer gut erhalten, was auf eine große Widerstands-

fähigkeit schließen läßt, die wohlbegründet ist, da diese Zellen kräftig gebaut sein müssen, um den Flimmerschlag der Cilien unterhalten zu können. Die frontale Rundung ist von fast dreieckigen Zellen umgeben, welche mit einer dünnen Cuticula und weniger dicht stehenden Cilien von geringerer Länge versehen sind.

Bezüglich des Blutkreislaufs innerhalb der Kiemen ist wohl folgende Ansicht zu rechtfertigen. Das Blut gelangt aus dem Körper in die dorsal von den aufsteigenden Kiemenblättern verlaufenden Blutlacunen, von hier in die mit ihnen kommunizierenden Filamentgefäße, fließt dann in diesen ventralwärts und in den absteigenden Filamenten dorsalwärts (RIDEWOOD, 1903, p. 170) und ergießt sich in die jederseits der gemeinsamen Ctenidiumachse verbundenen Hauptblutlacune. Von hier gelangt das Blut durch die Branchioatrialöffnung in die Atrien und weiter in den Ventrikel. Der Blutlauf ist auch bei *Phaseolicama* kein geschlossener, wie ihn KOLLMANN und CUVIER (s. SLUITER, 1877—78, p. 75 u. 76) für die Muscheln angenommen haben. Schon im Kiemensystem kann, wie bemerkt, von einem ganz regulären Blutlauf nicht die Rede sein. Dazu kommt das irreguläre Lacunensystem des ganzen Körpers, welches ich nicht näher untersuchen konnte; ich verweise deshalb auf die Beschreibung desselben bei GILMAN DREW (1906, p. 35—42, 1907 p. 227—234).

Nervensystem. (Fig. 12).

Wie bei allen Lamellibranchiaten, so haben wir auch bei *Phaseolicama magellanica* die bekannten Nervenzentren, Cerebral-, Pleural-, Pedal- und Visceralganglion. Die beiden Cerebralganglien sind sehr weit voneinander entfernt, nämlich ungefähr 1 mm. Sie liegen zu beiden Seiten der Mundöffnung dem ventralen Körperepithel auf. Durch einen starken Nervenstrang, die Cerebralcommissur, welche in weitem Bogen etwas dorsalwärts vor dem Mund herführt, sind die Cerebralganglien miteinander verbunden. Dicht an die Cerebralganglien schließen sich die Pleuralganglien an und zwar so dicht, daß jederseits beide Ganglien als ein Ganglion erscheinen. Nur bei genauer Untersuchung, namentlich an Frontalschnittserien, kann man deutlich die beiden Zentren unterscheiden (cf. PELSENEER, 1903, p. 45). Durch ein sehr kurzes starkes Connectiv sind die Cerebral- und Pleuralganglien miteinander verbunden und außerdem von einer gemeinsamen Ganglienzellenmasse umgeben. Die längliche Gestalt und eine winzige Furche, die aber nur bei wenigen Exemplaren zu sehen war, deuten äußerlich auf das Vorhandensein von 2 Ganglien-

knoten hin (*cplgl*). Von dem Cerebro-Pleuralganglion gehen jederseits folgende Nerven ab:

1. Der Nervus pallialis anterior dorsalis (*npad*), welcher an der vordern dorsalen Ecke abgeht; er steuert dorsalwärts median dem Mantelrand zu und folgt diesem dorsalwärts.

2. Der Nervus pallialis anterior ventralis maior (*npavma*). Dieser ansehnliche Nerv geht an der ventralen vordern Seite ab und zieht ventralwärts an der innern Körperwand entlang hinter dem Adductor anterior in den Mantel nach hinten. Ungefähr in gleicher Transversalebene mit dem vordern Teil der vordern Mantelöffnung sendet er einen Nerven ventralwärts nach vorn zum Mantelrand. Der eigentliche Nerv nähert sich auf seiner Bahn nach hinten immer mehr dem Mantelrand, nimmt in den ventralen Teilen des Mantelrands seinen Weg dicht an der Pallialaorta entlang, bildet auf diesem Weg mehrere ganglionäre Verdickungen, wie das bei andern Muscheln auch der Fall ist, und geht in den Nervus pallialis posterior über.

3. Dicht lateral neben letzterm entspringt ein schwacher Nervus adductor anterioris, der ventralwärts lateral zum Adductor anterior führt (*nada*).

4. Etwas hinter den beiden zuletzt genannten mehr median geht ein schwacher Nerv ab, der Nervus pallialis anterior ventralis minor (*npavmi*), welcher zunächst ventralwärts zieht, dann mehr nach hinten und sich schließlich mit dem Nervus pallialis anterior ventralis maior vereinigt.

5. Das Cerebro-Pleuro-Pedalconnectiv (*cplpc*). Dieser ansehnliche Nervenstrang hat 2 Wurzeln, die eine geht vom Cerebralganglion aus, die andere vom Pleuralganglion, die sich aber kurz nach der Ursprungstelle vereinigen. Das Connectiv wendet sich zunächst dorsalwärts, bis es an der Innenseite des Musculus protractor pedis anterior angekommen ist, verläuft dann dem Muskel parallel und führt in die vordere laterale Ecke des Pedalganglions.

6. Der Nervus otocysticus, ein äußerst feiner Nerv, der vom Cerebro-Pleuro-Pedalconnectiv ungefähr auf dessen Hälfte an der innern Seite abgeht und zu der vor dem Pedalganglion gelegenen Oocyste führt. Sehr wahrscheinlich kommt dieser Nerv vom Cerebralganglion; wenn ich das auch nicht habe konstatieren können, so hat diese Auffassung nach den Resultaten, die bei andern Muscheln gefunden sind, und bei Erwägung der Entwicklung der Oocyste ihre Berechtigung.

7. Der Nervus opticus (*no*). So bezeichne ich wohl mit Recht einen feinen Nerven, der an der hintern innern Seite entspringt und nach hinten etwas medianwärts zu der Stelle an der Kiemenbasis führt, wo bei einigen Muscheln das „œil larvaire“ (cf. PELSENER 1899) sich findet.

8. Das Cerebro-Pleuro-Visceralconnectiv (*cplvr*). Dieser starke Nervenstrang entsteht durch Verjüngung des hintern Teils des Pleuralganglions, nimmt jedoch auf seinem Laufe nach hinten schnell an Dicke ab. Er führt zunächst in einiger Entfernung an der Außenseite des Musculus protractor pedis anterior nach hinten, nimmt seinen Weg weiter ventral lateral vom Magen, nähert sich hinter dem Magen dem der andern Seite auf kurze Entfernung und zieht an der Innenseite der Gonadenmündung weiter nach hinten, dann an der Außenseite der vereinigten Mm. retractores pedis posteriores entlang. In dieser Gegend zweigt sich von dem Connectiv auffallenderweise ein kleiner Nerv ab, der sich jedoch eine kurze Strecke dahinter wieder mit ihm vereinigt. Während sich nun weiter nach hinten die Mm. retractores pedis posteriores dorsalwärts wenden, verläuft das Connectiv mehr an der ventralen lateralen Seite derselben, sodann ventral von der Niere, bis es eine gute Strecke vor dem Adductor posterior das Visceralganglion erreicht. Kurz vor dem Eintritt in das Visceralganglion sendet das Connectiv einen feinen Nerven zu dem Musculus retractor pedis posterior ab und wächst bis zu seiner Verschmelzung mit dem Ganglion sehr stark an.

9. Das sympathische Nervensystem. Ein bedeutungsvoller, recht ansehnlicher Nerv geht von der Innenseite des Cerebralganglions aus. Gleich dicht am Cerebro-Pleuralganglion besitzt er ein relativ ansehnliches Ganglion, das wie eine Erweiterung des Cerebro-Pleuralganglions aussieht. Wir haben hier offenbar das Buccalganglion vor uns, welches bei den bis jetzt untersuchten Muscheln noch nicht aufgefunden ist. Die Lage des Buccalganglions weicht insofern von der bei andern Mollusken ab, als es hier dicht an das Cerebro-Pleuralganglion gerückt ist. Von jedem Buccalganglion geht ein Nervus buccalis ab (*nb*), der ventral zu der erweiterten Mundöffnung führt und sehr wahrscheinlich die Mundlappen innerviert, was ich jedoch nicht konstatiert habe. Ferner verläuft ventral vom Ösophagus zwischen beiden Buccalganglien die Buccalcommissur (*bglk*). Der vom Buccalganglion ausgehende Nervus sympathicus (*ns*) ist zunächst mit der Buccalcommissur vereinigt; ventral vom Ösophagus trennen sich die beiderseitigen Nerven von der Commissur

und verlaufen nun gleich vereint nach hinten ventral vom Ösophagus diesem parallel an der Aorta anterior entlang. Kurz vor dem Magen verzweigt sich der Nerv in mehrere kleinere Äste, die nach verschiedenen Richtungen dem Magenepithel zusteuern.

Das Pedalganglion liegt, wie bereits angedeutet, zwischen den *Mm. protractores pedis anteriores* vor dem dorsalen Teil des Fußes in einer Entfernung von ungefähr 1 mm von den Cerebro-Pleuralganglien. Es befindet sich in gleicher Frontalebene mit letztern. Die 2 Pedalganglien sind vollständig miteinander verschmolzen. Nur die in lateraler Richtung gestreckte Form deutet auf eine Verschmelzung hin. Von dem Pedalganglion gehen jederseits mehrere Nerven ab.

Zunächst findet sich an der ventralen lateralen Seite ein kräftiger Nervenstrang. Dieser wendet sich sofort ventralwärts etwas lateral nach hinten durch den äußern drüsigen Teil des Byssusapparats und führt unter Verzweigung in verschiedener Richtung zu der ventralen Fußmuskulatur.

Von der hintern Seite geht dorsal ein kleiner Nerv ab, der nach hinten etwas lateral zieht und sich im dorsalen Byssusapparat verliert; wahrscheinlich innerviert er den lamellenartigen Teil des Apparats.

Von dem hintern ventralen Teil führt ein ansehnlicher Nerv nach hinten etwas lateral und ventralwärts und verschwindet in der Gegend des dorsalen Byssuskanals. Er dient vielleicht zur Innervierung des drüsigen Teils.

Außerdem geht lateral ein feiner Nerv zu dem *Musculus protractor pedis anterior*.

Das Visceralganglion (*vgl*) liegt ziemlich weit hinten ungefähr 2,5 mm vom Pedalganglion entfernt. Es stellt eine einheitliche Ganglienmasse dar, wie das Pedalganglion; auch hier deutet die in lateraler Richtung gestreckte Lage auf ursprüngliche Trennung hin. Vom Visceralganglion gehen jederseits folgende Nerven ab:

1. Der Nervus branchialis (*nbr*). Er entspringt vorn an der lateralen ventralen Ecke, zieht lateral nach vorn dicht unter dem Körperepithel entlang, bildet hier das langgestreckte Osphradialganglion und tritt nach kurzem Lauf in die gemeinsame Ctenidiumachse ein, folgt derselben nach hinten und verzweigt sich in den Kiemen.

2. Zwischen Nervus branchialis und Cerebro-Pleuro-Visceralconnectiv geht nach vorn ein Nerv ab, der jedoch nach kurzer

Strecke an Dicke abnimmt und sich mehrfach teilt. Es war mir nicht möglich, die feinen Fasern zu verfolgen; vielleicht dienen sie zur Innervierung der Niere.

3. Der Nervus pallialis posterior (*npp*). Dieser äußerst kräftige Nervenstrang führt vom hintern Ende des Visceralganglions nach hinten lateral. Kurz hinter dem Ganglion sendet er zum Adductor posterior dorsalwärts einen kleinen Nerven, den Nervus adductoris (*nap*). Hat er selbst in seinem Lauf die dorsallateralen Ecken des Mantelraums erreicht, so wendet er sich ventralwärts. An dieser Stelle zweigt sich ein kleiner Nerv ab, der an der erwähnten Kante des Mantelraums entlang nach hinten verläuft, mit ihr um die hintere ventrale Rundung des Adductor posterior herum biegt und dorsalwärts in die Muskulatur der Analöffnung führt. Hier bildet er eine kleine ganglionartige Verdickung, die wohl als Analganglion anzusprechen ist. Von der Verdickung gehen kleine Nervenfasern in die Muskulatur, während ein ansehnlicher Nerv dorsalwärts zieht und sich in dem Mantelrand verliert. Nachdem nun der Hauptzweig, der eigentliche Nervus pallialis posterior, die ventrale Richtung eingeschlagen hat, teilt er sich nochmals in 2 fast gleichstarke Nerven. Einer von diesen geht mehr ventral nach hinten und begibt sich zum Mantelrand. Der andere zieht weiter nach hinten zur innern Mantelleiste. Mit dieser nimmt er seinen Weg ventralwärts nach vorn und vereinigt sich vor der hintern ventralen Mantelöffnung mit dem oben erwähnten Zweignerven. So vereint zieht der Pallialnerv entlang der Pallialarterie nach vorn und geht in den Nervus pallialis anterior über.

Überblicken wir das ganze Nervensystem, so läßt sich eine Übereinstimmung in manchen Punkten mit dem Nervensystem der übrigen Lamellibranchiaten nicht leugnen; es finden sich aber auch wesentliche Abweichungen. Die Cerebralganglien liegen nicht vor der Mundöffnung, sondern zu beiden Seiten in weiter Entfernung. Das Pedalganglion, welches wohl bei allen andern im Fuß liegt, befindet sich hier dorsal vor dem Fuß. Doch das Hauptgewicht ist auf das Vorhandensein des sympathischen Nervensystems zu legen, welches bei vorliegender Muschel deutlich entwickelt ist. Zwar sind schon schwache Andeutungen bei *Dreissensia polymorpha* (BABOR 1895, p. 6 u. 7) gefunden, wo das sympathische Nervensystem weit nach hinten vor das Visceralganglion gerückt ist, aber nirgends kommt es, nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse, wie hier bei *Phaseolicama*, zur Ausbildung von Buccalganglien.

Sinnesorgane.

Otocysten. Die nach allgemeiner Annahme als Balanceorgane dienenden Otocysten sind blasenförmige Gebilde. Sie liegen vor dem Pedalganglion etwas dorsal (cf. PELSENEER 1903, p. 45) den Cerebro-Pleuro-Pedalconnectiven dicht an. Ihre Lage schwankt bei den verschiedenen Exemplaren, indem sie bei einigen etwas mehr nach vorn gerückt sind. Ein zartes Bindegewebe, welches sich vor dem Pedalganglion ausbreitet, umgibt die Otocysten. Das Otocystenepithel war bei den von mir untersuchten Exemplaren nicht gut erhalten. Die Epithelzellen konnte ich nicht deutlich unterscheiden, nur einige wenige, große, kuglige Kerne waren erhalten. Außerdem ließ sich konstatieren, daß das Epithel an der vordern Seite dicker war als an den übrigen. Vielleicht ist diese Erscheinung darauf zurückzuführen, daß die vordere Seite als Crista acustica entwickelt ist. Sinneshaare konnte ich ebenfalls nicht erkennen, aber aus dem vorhandenen Gerinnsel läßt sich wohl mit Sicherheit auf das Vorhandensein solcher schließen. Auch war das Gerinnsel an der vordern Seite dichter als an den übrigen, was der eben ausgedrückten Vermutung bezüglich der vordern Epithelseite noch mehr Geltung verschafft. Ein Ausführungsgang, wie er sich bei andern Muscheln findet (cf. PELSENEER 1890, p. 503; 1891, p. 167, 172, 174; STEMPELL 1898, p. 406; 1899, p. 152; GILMAN DREW 1906, p. 52), ist nicht vorhanden. Dasselbe hat PELSENEER (1903, p. 45) bei der verwandten *Modiolarca trapezina* konstatiert. Infolge des Mangels eines Otocystengangs finden sich in den Otocystenblasen auch keine Fremdkörper, sondern nur ein kugelförmiger Otolith, der sich in Hämatoxylin intensiv dunkel färbt und an Farbe, Größe und Härte dem großen Nucleolus der Eizelle gleicht. Es ist zweifellos der Otolith ein Absonderungsprodukt des Otocystenepithels. Bei einem Exemplar fanden sich anormalerweise in jeder Otocystenblase 2 Otolithen.

Osphradium. Die Osphradien beginnen jederseits an der medianen Seite der Ctenidiumachse, dort, wo der Nervus branchialis in dieselbe eintritt und das Ctenidium nach hinten sich vom Körper löst. Sie verlaufen ventral von den als Osphradialganglien bezeichneten verdickten Stellen des Nervus branchialis nach hinten, wobei sie sich gegenseitig nähern. Ventral vom Visceralganglion sind sie gleichsam vereinigt und endigen kurz dahinter. Dieses Sinnesorgan besteht in einem hohen Prismenepithel, zu dem von den Osphradialganglien äußerst feine Nervenfasern führen, die erst bei

starker Vergrößerung mit Ölimmersion sichtbar werden. Es ist nicht zu leugnen, daß die Osphradien bei vorliegender Muschel stark reduziert sind.

Ein „œil larvaire“, wie es PELSENEER (1899) bei andern Muscheln beschreibt, habe ich, wie schon bemerkt, nicht finden können.

Bezüglich des pallialen Sinnesorgans habe ich bereits an früherer Stelle darauf hingewiesen, daß das Prismenepithel der betreffenden Stellen keinerlei Andeutungen eines Sinnesorgans aufweist.

Literaturverzeichnis.

- 1853—54. ROUSSEAU, Description des Mollusques, Coquilles et Zoophytes, in: Voyage en pole Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée, Zoologie par HOMBRON et JACQUINOT, Vol. 5.
1877. BONNET, R., Der Bau und die Circulationsverhältnisse der Acephalankieme, in: Morphol. Jahrb., Vol. 3.
- 1877—78. SLUITER, C. PH., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Kiemen bei den Lamellibranchiaten, in: Nederl. Arch. Zool., Vol. 4.
1879. CARRIÈRE, J., Die Drüsen im Fusse der Lamellibranchier, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, Vol. 5.
1881. SMITH, Mollusca and Molluscoidea, Account of the zoological collections made during the survey of H. M. S. Alert in the straits of Magellan and of the coast of Patagonia, in: Proc. zool. Soc. London.
1881. SPENGEL, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Ein Beitrag zur Erkenntnis der Einheit des Mollusken-typus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 35.
1885. BARROIS, TH., Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. Thèses présentés à la Faculté des Sciences de Paris.
1885. SMITH, Report on the Lamellibranch collected by H. M. S. Challenger, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 13.
1887. FISCHER, Manuel de Conchyliogie, Paris.
1888. GROBBEN, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 7.
1889. PELSENEER, Sur la classification phylogénétique des Pélécy-podes, in: Bull. sc. France Belg., Vol. 20.
1890. MÉNÉGAUX, A., Recherches sur la circulation dans les Lamellibranches marines. Thèse, Besançon.

1891. GROBBEN, Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 9.
1891. PELSENEER, Contribution a l'étude des Lamellibranches, in: Arch. Biol., Vol. 11.
1892. THIELE, J., Zur Phylogenie des Byssusapparats der Lamellibranchier, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1892.
1895. BABOR, J. G., Über das Centralnervensystem von Dreissensia polymorpha, in: SB. böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Cl., Vol. 48.
1895. BOUTAN, L., Recherches sur le byssus des Lamellibranches, in: Arch. Zool. expér., Vol. 3.
1895. GEORGÉVITSCH, Recherches sur les glandes du pied des Lamellibranches, Dissertation, Genève.
1897. THIELE, J., Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. Über Hautdrüsen und ihre Derivate, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, Leipzig.
1898. PELSENEER, Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques, in: Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, publiés par l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique, 1899, Vol. 57.
1898. RICE, E., Die systematische Verwertbarkeit der Kiemen bei den Lamellibranchiaten, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 31.
1898. STEMPPELL, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden, in: Zool. Jahrb., Suppl. 4.
1899. DREW, GILMAN A., Some observations on the habits, anatomy and embryology of members of the Protobranchia, in: Anat. Anz., Vol. 15.
1899. PELSENEER, Les yeux céphaliques chez les Lamellibranches, in: Arch. Biol., Vol. 16.
- 1899a. STEMPPELL, Zur Anatomie von Solemya togata POLI, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Anat.
- 1899b. —, Muscheln der Sammlung PLATE, ibid., Vol. 13, Syst.
1900. LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere.
1900. STEMPPELL, Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 20, No. 18—22.
- 1901a. BLOOMER, The anatomy of British species of the Genus Solen, Pt. I, in: Journ. Malacology.
- 1901b. —, The anatomy of British species of the Genus Solen, Pt. II, ibid.
1901. DREW, GILMAN A., The life-history of Nucula delphinodonta, in: Quart. Journ. microsc. Sc.
1902. BLOOMER, The anatomy of British species of the Genus Solen, Part IV, in: Journ. Malacology.
1902. LANG, A., Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Centralteile des Blutgefäßsystemes der Tiere, in: Naturf. Ges. Zürich, Jg. 47.

1903. BLOOMER, The anatomy of certain species of *Ceratisolen* and *Solecurtus*, in: Journ. Malacology.
1903. BURNE, Renal organs of *Nucula nucleus*, in: Proc. malacol. Soc. London, Vol. 5.
1903. PELSENEER, Mollusques, in: Rés. Belgica, Zool.
1903. RIDWOOD, On the structure of the gills of the Lamellibranchia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London.
1903. STENTA, Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraum der Lamellibranchiaten, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 14.
1904. BURNE, The nervous system of the Pelecypoda, in: Proc. malacol. Soc. London, Vol. 6.
1905. FREIDENFELD, Über den feineren Bau des Visceralganglions von Anodonta, Lund.
1906. DREW, GILMAN A., The habits, anatomy and embryology of the Giant Scallop (*Pecten tenuicostatus* MICHELS), in: Univ. Maine Studies.
1907. —, The circulatory and nervous systems of the Giant Scallop (*Pecten tenuicostatus* MICHELS), with remarks on the possible ancestry of the Lamellibranchiata, and on a method for making series of anatomical drawings, in: Biol. Bull., Vol. 12.

Erklärung der Abbildungen.

<i>a</i> Atrium	<i>m</i> Magen
<i>aa</i> Aorta anterior	<i>ml</i> Mundlappen
<i>ada</i> Adductor anterior	<i>mmk</i> mittlere Mantelrandkante
<i>adp</i> Adductor posterior	<i>mypp</i> Musculus retractor pedis
<i>ak</i> äußere Kieme	<i>mt</i> Mantel
<i>akl</i> Aortenklappe	<i>nada</i> Nervus adductoris anterioris
<i>amk</i> äußere Mantelrandkante	<i>nadp</i> Nervus adductoris posterioris
<i>aoe</i> Analöffnung	<i>nb</i> Nervus buccalis
<i>ap</i> Aorta posterior	<i>nbr</i> Nervus branchialis
<i>avoe</i> Atrioventricularöffnung	<i>nel</i> Nebeneinstülpungslumen
<i>baoe</i> Branchioatrialöffnung	<i>nk</i> Nierenkanal
<i>bdz</i> Byssusdrüsenzelle	<i>no</i> Nervus opticus
<i>bf</i> Byssusfaden	<i>noe</i> Nierenöffnung
<i>bgl</i> Buccalganglion	<i>npad</i> Nervus pallialis anterior dorsalis
<i>bglk</i> Buccalganglienkommissur	<i>npavma</i> Nervus pallialis anterior ventralis maior
<i>bk</i> Byssuskanal	<i>npavmi</i> Nervus pallialis anterior ventralis minor
<i>bkw</i> Byssuskanalwandung	<i>npp</i> Nervus pallialis posterior
<i>eplgl</i> Cerebropleuralganglion	<i>ns</i> Nervus sympathicus
<i>eplpe</i> Cerebro-Pleuro-Pedalconnectiv	<i>nu</i> Nucleolus
<i>eplvc</i> Cerebro-Pleuro-Visceralconnectiv	<i>oes</i> Ösophagus
<i>d</i> Darm	<i>oesm</i> Ösophagusmündung
<i>de</i> dorsaler Blindsack	<i>osgl</i> Osphradialganglion
<i>el</i> Epithellamelle	<i>p</i> Periostracum
<i>f</i> Fuß	<i>pgl</i> Pedalganglion
<i>fe</i> Follikelepithel	<i>rpt</i> Renopericardialtrichter
<i>fl</i> Flèche tricuspidæ	<i>sl</i> Secretlamelle
<i>hel</i> Haupteinstülpungslumen	<i>sz</i> Subepithelialzellen
<i>hvmtoe</i> hintere ventrale Mantelöffnung	<i>v</i> Ventrikel
<i>ik</i> innere Kieme	<i>vc</i> ventraler Blindsack
<i>iml</i> innere Mantelleiste	<i>vgl</i> Visceralganglion
<i>kb</i> Keimbläschen	<i>vmtoe</i> vordere Mantelöffnung
<i>l</i> Leber	
<i>lr</i> laterale Längsrinne	
<i>lm</i> Lebermündung	

Tafel 1.

Fig. 1. Weichkörper, von der linken Seite aus gesehen, nach Entfernung der Schale und der linken Mantelhälfte. 10 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch den Ösophagus, welcher die Längsrinnen und Längswülste erkennen läßt. 90 : 1.

Fig. 3. Transversalschnitte durch den Mantelrand der vordern Mantelöffnung. 450 : 1.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Byssusapparat parallel der Hauptachse und der lateralgerichteten Querachse, entnommen einer Transversalschnittserie. Figur zeigt den in Funktion befindlichen Byssusapparat. 350 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch den Byssuskanal und Byssus. 450 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch den vordern Teil des Magens und die „flèche tricuspidé“ (im Spiegelbild). 80 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch den lamellenartigen Teil eines nicht funktionierenden Byssusapparats, entnommen einer Frontalschnittserie. 350 : 1.

Tafel 2.

Fig. 8. Querschnitt durch den hintern Teil des Magens, ventralen Blindsack und Darm. 90 : 1.

Fig. 9. Verdauungskanal und Herz, von links gesehen. 20 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch ein Ei. 500 : 1.

Fig. 11. Teil eines Querschnitts durch eine Ovarialröhre. 350 : 1.

Fig. 12. Nervensystem, von oben gesehen. 20 : 1.

Fig. 13. Frontalschnitt durch die Atrioventricularöffnung. 350 : 1.

Fig. 14. Querschnitt durch die Aorta anterior und die Aortenklappe. 450 : 1.

Fig. 15. Längsschnitt durch die Aorta anterior und die Aortenklappe.

Fig. 16. Querschnitt durch eine Niere. 80 : 1.

Fig. 17. Niere, von der Medianebene aus gesehen. 40 : 1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Entwicklung des Darmkanals der Insecten während der Metamorphose.

II. Teil.

Malacosoma castrensis L.

Von

Dr. P. Deegener in Berlin.

Mit Tafel 3—7 und 1 Abbildung im Text.

Die vorliegende Untersuchung schließt sich als Fortsetzung an meine Arbeit über den Darm von *Cybister roeselii* CURTIS (in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat., 1904) an und behandelt die Umbildung des Darmes von *Malacosoma castrensis* L. während der Metamorphose. Sie bringt das Verhalten des Darmes der erwachsenen fressenden Larve bis zu seiner Umwandlung in den Puppendarm sowie dessen Ausbildung zum Darmkanal der jungen Imago zur Darstellung.

Der Darm der chloroformierten Raupen, Puppen und Imagines wurde entweder in der Körperflüssigkeit herauspräpariert, oder die Tiere, namentlich die Puppen, wurden zunächst in heißer, wässriger Quecksilberchloridlösung abgetötet und dann sofort der in den geronnenen Körperinhalt eingeschlossene Darm derart herausgenommen, daß alle Gewebe seiner nächsten Umgebung erhalten blieben. Dieses jetztere Verfahren muß angewendet werden, wenn man sich nicht auf das Studium der epithelialen Darmwand beschränken, sondern auch die Pleura berücksichtigen will. Die herausgenommenen Därme wurden mit Sublimat-Eisessig (HgCl_2 in konzentrierter wässriger Lösung + 5% Essigsäure) konserviert, in Paraffin eingebettet in Serienschnitte zerlegt und durchweg nach der VAN GIESON'schen Methode (Hämatoxylin, Pikrinsäure + Säurefuchsin in 63% Alkohol) gefärbt.

Bei der Auswahl der Entwicklungsstadien aus dem lebenden Material, welches aus ca. 2000 Raupen bestand, wurden folgende Punkte berücksichtigt: Die fressende erwachsene Larve wurde vor, während und nach der Nahrungsaufnahme konserviert. Ferner wurde der Zeitpunkt, zu welchem die Larve beginnt, den Kokon zu spinnen, als Ausgangspunkt für den Beginn der Metamorphose angenommen und alle zwischen ihm und der Häutung zur Puppe gelegenen Altersstadien fixiert. Dieser Zeitraum umfaßt 3—3 $\frac{1}{2}$ Tage. Die Larven wurden durch beigesteckte Zettel genau datiert und in Zwischenräumen von 4—6 Stunden fixiert. Die Puppenruhe dauerte 21—26 Tage. Von jedem Tage wurde eine größere Anzahl von Puppen konserviert, namentlich aus der ersten Hälfte der Puppenperiode. Die Imagines tötete ich gleich oder einige Stunden nach dem Verlassen der Puppenhaut.

Da die Altersstadien hier ebenso wie bei *Cybister* nicht immer auch auf dem gleichen Entwicklungsstadium stehen, darf die Anzahl der Objekte aus einem Altersstadium nicht zu gering gewählt werden, weil sonst leicht die Entwicklungsserie unvollständig bleibt.

A. Vorderdarm.

1. Erwachsene fressende Raupe.

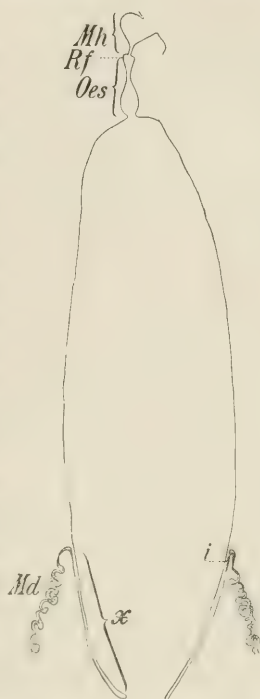
Die Größenverhältnisse der einzelnen Abschnitte des Vorderdarmes sind aus der beigegebenen Textfigur ersichtlich, welche die Umrisse eines medianen Längsschnittes zur Anschauung bringt.

Die nach vorn erweiterte Mundhöhle (*Mh*) zeigt die Gestalt eines Trichters, dessen Stiel sich in den Ösophagus fortsetzt, nachdem er sich zuvor zu einer Ringfalte (*Rf*) erweitert hat, welche in der ganzen Peripherie nach außen vorspringt. Diese Ringfalte gehört schon dem Ösophagus an, dessen Intima durch nach hinten gerichtete Stacheln charakterisiert ist. Dieser hier schlechthin als Ösophagus bezeichnete Abschnitt gleicht (von den Längsfalten abgesehen) einer Weinflasche, deren Öffnung in die Ringfalte am Trichterstiende der Mundhöhle fällt und deren Boden durch eine einspringende Ringfalte von dem mächtig entwickelten Kropf sich absetzt. Letzterer repräsentiert die Hauptmasse des ganzen Vorderdarmes und stülpt sich ziemlich tief in den Mitteldarm ein. Sein eingestülpter Abschnitt (*x*) ist doppelwandig, d. h. er besitzt eine absteigende und eine aufsteigende Wand. An das vordere Ende der letztern setzt

sich der Mitteldarm (*Md*) an. Auf der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm liegt der Imaginalring (*i*) nicht als Ringfalte, sondern als schwach in das Lumen vorspringender Ringwulst. Der feinere Bau der genannten Vorderdarmabschnitte ist aus den Figg. 1, 2 u. 3 ersichtlich.

In Fig. 1 ist ein Querschnitt durch die Mundhöhle etwas vor dem Trichterstiel dargestellt. Er zeigt deutlich den bei den Insecten im Vorderdarm sehr allgemein nachgewiesenen vierlappigen Bau. Der formerhaltende Teil ist die sehr kräftig entwickelte chitinöse Intima (*in*), welche beim Nachlassen der Muskelwirkung die Mundhöhle zur Rückkehr zu ihrer typischen Gestalt zwingt. In welcher Weise die Federkraft der Intima im Verein mit der Muskulatur wirkt, ist aus Fig. 1 leicht zu ersehen und bedarf einer eingehenden Erläuterung nicht. Die Intima läßt auf Längs- und Querschnitten eine namentlich an der Außen- und Innenseite deutliche Streifung als Ausdruck einer lamellösen Schichtung erkennen. Die innersten Lamellen sind am stärksten entwickelt und färben sich intensiv rot; die Innenwand der Mundhöhle ist spärlich mit äußerst zarten Härchen ausgestattet, welche durchweg nach hinten gerichtet sind. Bei dieser Orientierung und der Zartheit der Härchen gelingt ihr Nachweis zwar leicht auf Längsschnitten, während auf Querschnitten ihre Querschnitte als feine Pünktchen erscheinen und leicht übersehen oder falsch gedeutet werden. In den Mittelschichten der Intima ist häufig die Lagerung der einzelnen Lamellen gestört, sodaß der lamellöse Bau mehr zu einem unregelmäßig grobmaschigen wird. Von der Innenlamelle gehen zarte, an meinen Präparaten nur auf Längsschnitten nachweisbare Streifen aus, welche sich nicht bis zu den äußern Schichten verfolgen lassen. Ob es sich in ihnen um enge Porenkanäle oder um substantiell differenzierte Linien des Chitins handelt, ließ sich nicht entscheiden.

Die sehr kräftig entwickelten Dilatatoren (Fig. 1 *d*) setzen sich



Medianer Längsschnitt
durch den Vorderdarm der
erwachsenen Raupe. 10:1.
Erklärung im Text.

direkt an die Außenlamelle der Intima an. An den Ansatzstellen erscheint die ganze Intima derart modifiziert, daß ihre Lamellen sehr dicht und regelmäßig angeordnet sind und die ganze entsprechende Chitinschicht unter Verringerung ihrer Mächtigkeit zu einem Grübchen eingesenkt und außen etwas vorgewölbt erscheint. Der Kontur der Außenlamelle ist an der Ansatzstelle des Muskels nirgends unterbrochen, sodaß ein auch sonst nicht nachweisbarer Eintritt der am Muskelkopf nie quergestreiften Fibrillen in das Chitin nicht angenommen werden kann. Die Verbindung zwischen Intima und Myofibrillen kann also nur durch ein Bindemittel hergestellt werden, welches sich bei der spätern Abstoßung der Intima auflöst.

Das Epithel (Fig. 1 *Ep*) besteht aus großen, unregelmäßig gestalteten Zellen, welche keine gemeinsame Basalfläche haben. Eine Basalmembran fehlt. Die Zellmembran ist sehr deutlich zu erkennen und grenzt die einzelnen Zellen scharf voneinander ab. Stellenweise schließen die Zellen nicht eng aneinander, sodaß Interellularlücken entstehen, in deren Bereich die Intima der zelligen Bekleidung entbehrt. Diese Lücken können natürlich erst nach der Ausbildung der Intima entstanden sein. Die Zellmembran ist überall da nicht nachzuweisen, wo das Epithel von den Ansätzen der Dilatoren durchbrochen wird. Es ist möglich, daß die Membran hier zwischen den Myofibrillen sich der Beobachtung entzieht und ihr Nachweis bei Anwendung geeigneter Färbungsmittel gelingt; möglich aber wäre auch, daß ihre Bildung bei der engen Apposition an die Muskeln unterbleibt und das Zellplasma unmittelbar sich an jene anlegt und sich vielleicht an der Befestigung der Myofibrillen an der Intima sowie bei deren Loslösung beteiligt, indem es die Kittsubstanz liefert und später wieder auflöst. — In vielen Fällen gewinnt man den Eindruck, als ob die Myofibrillen direkt durch das Sarc der Zellperipherie hindurchträten. Das Cytoplasma färbt sich blaßrötlich und zeigt in der Regel eine fein granuläre Struktur, welche an der Peripherie in der Nachbarschaft der Muskelansätze regelmäßig in eine fibrilläre übergeht. An günstigen Präparaten läßt sich jedoch nachweisen, daß die Sarcfibrillen sich mehr rötlich tingieren und sich bei stärkster Vergrößerung in lineare Körnchenreihen aufzulösen scheinen, also mit den Myofibrillen wahrscheinlich nicht identisch sind. — Der Kern liegt an oder nahe der Basis; seine Form (cf. Fig. 1) ist recht verschieden; häufig liegt er in einer mehr oder minder umfangreichen Vacuole, deren Inhaltsmasse sich

nicht färbt. Es ist schwer zu entscheiden, ob diese Vacuole dem Cytoplasma oder dem Nucleoplasma zuzurechnen sei. In manchen Fällen scheint der nucleinreiche Kern von einer äußerst zarten Membran umschlossen zu sein, deren Existenz jedoch mehr aus der Lagerung des Chromatins zu erschließen, als wirklich durch Beobachtung direkt nachweisbar ist. Dann würde die Vacuole dem Cytoplasma wahrscheinlich angehören. In den meisten Fällen aber spricht die Anordnung der Chromatinkörnchen durchaus gegen das Vorhandensein einer sie unmittelbar umgebenden Membran, und dann würde man die Vacuolenperipherie als Kernmembran auffassen können, die Vacuole selbst dem Nucleoplasma zurechnen müssen. Für die letztere Auffassung spricht auch der Vergleich der Kerne untereinander mit Rücksicht auf ihre Größe.

An die Mundhöhle schließt sich ein Abschnitt an, den ich kurz als Ösophagus bezeichnen werde. Seine Intima zeigt im wesentlichen den gleichen Charakter wie in der Mundhöhle, nur vergrößern sich die dort zarten und spärlichen Härchen hier zu geraden, kräftigen, spitzen, retroversen Dornen (Fig. 2 *in*). Analwärts spärlicher und kleiner werdend, verlieren sich diese Anhänge der Intima noch vor der Erweiterung des Ösophagus in den Kropf. Bei Anwendung der VAN GIESON'schen Methode nimmt die Intima Säurefuchsin auf, während die Zähnchen sich gelb färben. Der Abschnitt, in welchem sie entwickelt sind, wurde stets ohne Nahrung gefunden und repräsentiert den Schlingapparat der Raupe, welcher unter der vereinigten Wirkung der Muskeln und der retroversen Stacheln den Nahrungsbissen in den Kropf befördert. Auch hier ist die Intima das formerhaltende Element. Der Querschnitt (Fig. 2) ist wie in der Mundhöhle vierlappig, erhält aber durch sekundäre Faltung jeder Primärfalte achtlappige Form. Querfalten treten nur am Anfang und Ende des Ösophagus auf. Die Muskulatur besteht aus Dilatoren, Längsmuskeln und namentlich am hintern Ende wohl entwickelten Ringmuskeln, welche letztern in der Umgebung der Mundhöhle fehlen. Die Dilatoren setzen sich zum Teil einerseits an die Intima der Mundhöhle, andererseits an den vordern Ösophagusabschnitt an. Ihre Kontraktion muß den festen Verschluß des Überganges zwischen beiden Abschnitten bewirken, indem die Wände der Trichtermündung gegeneinandergepreßt werden und der Trichterstiel in den Flaschenhals (cf. Textfig.) vorgedrängt wird. — Das Ösophagusepithel gleicht dem der Mundhöhle, nur stehen seine Zellen dichter und sind wenig kleiner.

Hinten erweitert sich der Ösophagus zum Kropf, dessen Wand allmählich eine andere Beschaffenheit annimmt. Die Sekundärfalten werden tiefer, so tief wie die Primärfalten, und so treten tertiäre, quartäre etc. Längsfalten auf, welche im Verein mit der dichten, aber nicht starken Querfaltenbildung die starke bedürfnismäßige Erweiterung dieses Abschnittes ermöglichen. Die Intima wird schwächer, ihre Stacheln verlieren sich, die Zellen des Epithels stehen weniger dicht und werden flacher, zum Teil platt. Die Fasern der innern Längs- und äußern Ringmuskellage werden zarter, die Enden der Längsmuskeln setzen sich an die Intima in derselben Weise an, wie oben beschrieben wurde. Der Kropf ist reichlicher von Tracheen umspinnen als die beiden vordern Abschnitte des Stomodäums. An seinem hintern Ende stülpt er sich ziemlich tief in den Mitteldarm ein. An dieser Einstülpung ist die gesamte Pleura beteiligt (Fig. 3). Da wo die wieder aufsteigende (nach vorn verlaufende) Kropfwand in den Mitteldarm übergeht, nimmt sie eine veränderte histologische Beschaffenheit an. Das platte Kropfepithel erhebt sich allmählich zu einem Ringwulst, welcher in das Lumen vorspringt. Die Anordnung der Zellen dieses Wulstes ist aus Fig. 3 und 17 ersichtlich. Auffallend sind die oft weiten Intercellularlücken, in welchen es sich möglicherweise wenigstens zum Teil um Schrumpfungslücken handelt. Das Plasma erscheint anders struiert als in den übrigen stomodäalen Zellen, nämlich fädig und körnelig vacuolär. Die Kerne sind komparativ klein und nucleinarm. — Gegen die Mitteldarmgrenze hin läuft der Wulst in eine dünne Epithellamelle aus, in welcher zahlreiche kleine Kerne dicht gedrängt liegen und Zellgrenzen nicht erkennbar sind. Über dieser Lamelle ist die Intima sehr zart und verstreicht nach dem Kropfende zu gegen den Mitteldarm. Im Bereich des ganzen Wulstes, welcher mit Einschluß der Endlamelle dem Imaginalring anderer Insecten gleich zu setzen ist, kommt es zur Ausbildung einer Basalmembran, welche aus parallel verlaufenden Fibrillen besteht, die sich stellenweise zu einem Maschenwerk auflösen, in welchem sehr spärlich kleine Kerne eingestreut liegen; man wird sie daher besser als Grenzlamelle bezeichnen. Sie springt bei manchen Objekten als Ringfalte in das Innere des Darmes ein und markiert die Grenze zwischen Stomodäum und Mitteldarm. Wo diese Falte nicht entwickelt ist, stoßen Imaginalringzellen und Nährzellen unvermittelt aneinander. — Im Querschnitt zeigt der Imaginalring zahlreiche Längsfalten.

Die Muskulatur besitzt im allgemeinen im ganzen Vorderdarm übereinstimmenden Bau. Die Myofibrillen sind zu wenig regelmäßigen Bündeln vereinigt, welche radiär zur längsten Achse der Faser gestreckt erscheinen; doch gilt letzteres vorwiegend für die peripherischen mit einer Kante dem Sarcolemma anliegenden Bündel. Es scheint übrigens, als ob alle Fibrillenbündel wenigstens zum Teil, d. h. nicht in ihrem ganzen Verlaufe, mit der peripherischen Kante dem Sarcolemma angelagert wären, wenngleich sich dies für die zentral gelegenen nicht immer mit voller Sicherheit nachweisen ließ. Die Fibrillen sind einfach quergestreift; kompliziertere Querstreifungen, wie sie sonst häufig bei den Insecten beobachtet werden, fehlen hier. Die Kerne liegen unregelmäßig verstreut und in sehr variabler Anzahl und Größe in dem Myoplasma zwischen den Fibrillenbündeln.

2. Umbildung des Vorderdarmes während der letzten Tage der Larvenperiode.

Nach der letzten Defäkation treten in der Umgebung des Vorderdarmes unregelmäßig gelagerte Zellenhaufen (Fig. 4 *fz*) auf, welche, schon im vordern Bereich der Mundhöhle beginnend, sich weiter hinten stark häufen und dann, in der Umgebung des Ösophagusendes spärlicher werdend, am Kropf verschwinden. Diese Zellen schieben sich, stellenweise dichte Haufen bildend, zum Teil zwischen die epitheliale Darmwand und die Muskulatur ein, zum Teil liegen sie außerhalb der Ringmuskulatur und drängen sich auch zwischen Darm und Schlundring ein. Die stärksten Klumpen bilden sie an der Ventralseite neben dem Bauchmark, jedoch nicht symmetrisch, sondern an einer Seite stärker als an der andern und in dichtester Häufung in der Umgebung derjenigen Muskeln, welche sich an die äußerste Faltenkante der Ösophaguslängsfalten anlegen. Sie bleiben im ganzen Bereich des Ösophagus nachweisbar und bilden, niemals regelmäßig gelagert, namentlich zwischen den Muskeln der dorsalen und ventralen Falte mehr oder minder dichte Kongregationen. Zwischen den Falten des Kropfes trifft man sie nur noch vereinzelt an, und in dessen hinterm Abschnitte scheinen sie ganz zu fehlen. Auffallend ist, daß diese Zellen jetzt erst auftreten und bei der fressenden Larve nicht nachgewiesen werden konnten. Ihrer Herkunft nach gehören sie dem entopleuralen Mesoderm an. Mit ihrem Auftreten ist nicht die geringste Veränderung an der Muskulatur verbunden, welche man ihrem Einfluß zuschreiben könnte, und auch

die Veränderungen an den Epithelzellen fallen nur der Zeit nach mit ihrem Auftreten zusammen. Die freien Zellen sind verhältnismäßig klein, von unregelmäßiger, häufig gestreckter und spindelförmiger Gestalt. Im ganzen machen sie den Eindruck amöboider Wanderzellen. Ihr Sarc färbt sich verschieden intensiv mit Säurefuchsin. Auch bei dichterem Häufung sind stets intercelluläre, meist mit Hämolymphe gefüllte Lücken zwischen ihnen vorhanden. Ihre Kerne sind chromatinreich und erscheinen dunkel, sodaß der ganze Zellenkomplex sehr ins Auge fällt. Die Form der Kerne wechselt mit der der Zellen. Dabei fällt es auf, daß die langgestreckten Kerne eine körnelige Verteilung des Chromatins nicht aufweisen, sondern stärker gefärbt und homogen erscheinen. Hier und da finden sich chromatolytische (?) Tröpfchen in scheinbar degenerierenden Zellen.

Das Epithel des Kropfes und Ösophagus zeigt ein verändertes Aussehen, welches jedoch nicht an allen, wenn auch an den meisten Zellen beobachtet wird. Es besteht darin, daß sich der Zelleib zusammenzieht, indem das Sarc sich als dichter Mantel um die Kerne legt (Fig. 4 *Ep*) und einen peripherischen Raum zwischen sich und der Zellmembran frei läßt, welche letztere sich in ihrer ursprünglichen Form erhält, sodaß die Konturen der Epithelzellen im ganzen keiner Veränderung unterliegen. Gleichzeitig nimmt das Sarc eine andere Beschaffenheit an, indem es reichlicher und dichter gekörnelt erscheint und indem sich die Körnchen ähnlich wie das Chromatin oder stark mit Säurefuchsin färben derart, daß die Umrisse des Kerns häufig vollständig verschwinden und man den Eindruck gewinnt, als habe eine Einwanderung chromatischer Substanzen in das Zellplasma stattgefunden. Doch kann aus der Übereinstimmung in der Farbstoffreaktion kein Grund genommen werden, für das Stattfinden solcher Einwanderung einzutreten, da ja häufig im Sarc und sicher oft ohne direkte genetische Beziehungen zum Kern Substanzen auftreten, welche in Form und Färbbarkeit den Nucleochondren gleichen. Jedenfalls hat eine auffallende Veränderung der Sarc-körnchen stattgefunden, welche mit der spätern Loslösung des Epithels von der Intima in vorbereitendem Zusammenhang stehen dürfte. Es scheint aber, als ob der Kern auf diese Veränderung des Plasmas einen gewissen Einfluß ausübe; denn wo das Sarc in derselben Zelle in verschiedenen Partien des Zellkörpers nicht die gleiche Beschaffenheit hat, tritt die veränderte Sarcstruktur und -färbbarkeit stets zuerst als mehr oder minder breite Zone in der

Umgebung des Kerns auf, während nach der Oberfläche zu die frühere Beschaffenheit zunächst noch erhalten bleibt und sich durch die feinkörnige mehr lockere Struktur und die geringe Färbbarkeit durch Säurefuchsin ausspricht. Die der Intima anliegenden Plasmaschichten zeigen oft eine sehr deutliche und feine Streifung senkrecht zur Oberfläche und färben sich mehr mit Pikrinsäure als mit Säurefuchsin. — Am Kropf ist eine Veränderung der Epithelzellen noch kaum zu bemerken.

Bei einer etwas ältern Raupe, welche schon begonnen hat den Kokon zu spinnen, bemerkt man, wie sich häufig die Epithelzellen unweit ihrer Oberfläche einschnüren und dann durch einen Stiel von der dünnen, die Intima tragenden Plasmaschicht getrennt sind; doch nehmen nach meiner Erfahrung niemals alle Zellen diese keulenförmige Gestalt an, sondern viele strecken sich nur in die Länge, wieder andere behalten ihre ursprüngliche Form und Lage zur Intima unverändert bei. Die Intima ist zwar kollabiert, aber nicht durch Muskeldruck auffallend zusammengepreßt. Bemerkenswert ist, daß jetzt die Zellmembran sich nirgends mehr von der Sarcperipherie abhebt; sie hat sich nachträglich der veränderten Zellform adaptiert. Aus meinen Präparaten war nicht zu ersehen, ob die Membran vorher eine Auflösung und später eine Neubildung oder nur eine Umbildung erfahren habe. Jedenfalls erscheint sie jetzt bedeutend zarter und ist an manchen Zellen überhaupt kaum noch mit Sicherheit zu erkennen, hat also jedenfalls die Starrheit verloren, welche aus ihrem selbständigen Verhalten gegenüber dem Sarc geschlossen werden konnte. — Die Kerne haben eine Anreicherung an Chromatin erfahren, mit welcher die auf dem frühern Stadium konstatierte Veränderung des Sarc in der Umgebung der Kerne in Zusammenhang stehen mag. Die starke Färbbarkeit der circumnuclearen Sarcpartien tritt gegen früher stark zurück. Die reichlichen Chromatinkörnchen sind kleiner als früher und sehr dicht gelagert.

Auch an den freien Zellen in der Umgebung des Vorderdarmes ist eine Veränderung zu konstatieren. Namentlich gilt dies für die zwischen der Epithelwand und der Muscularis gelegenen, welche unregelmäßig begrenzte Massen bilden. Die einzelnen Zellen sind nicht mehr oder nur noch stellenweise unterscheidbar. Sie sind miteinander zu ungleichmäßig orientierten Zellenstreifen oder Komplexen von anderer Form verbunden, welche sich vielfach mit Pikrinsäure färben und den Eindruck des Zerfalls machen. Stellenweise

können die Bilder dann wohl zu der Deutung führen, daß es sich in den Zellen um Phagocyten handle, von welchen in Auflösung begriffene Muskeln eingeschlossen seien. Tatsächlich aber ergibt sich aus dem genauen Vergleich verschiedener, im Alter nur wenig differierender Stadien mit Sicherheit, daß die Muskulatur ganz intakt bleibt, daß sie von den problematischen Zellen in keiner noch wahrnehmbaren Weise beeinflusst werde und daß die an zerfallende Muskelfasern erinnernden Bestandteile der Zellenhaufen in diesen und aus ihren Zellen selbst entstandene Gewebeteile darstellen. — Wie das Plasma so zeigen auch die Kerne degenerativen Zerfall. Kleine, nicht selten schon aus dem Sarc herausgefallene chromatolytische Kügelchen, größere Tropfen und ganz homogene Kerne sind reichlich anzutreffen, dagegen werden Kerne mit der frühern Beschaffenheit ihres Chromatins nur noch ganz vereinzelt bemerkt.

Der Kropf ist stark gefaltet und derart (wohl durch Muskelkontraktion) zusammengedrückt, daß sein Lumen auf enge Spalträume reduziert ist. Infolge der starken Faltenbildung, zu welcher hierdurch die Intima gezwungen wird, scheint eine Loslösung des Epithels vorbereitet zu werden. In dem vorliegenden Stadium fand ich auch im Kropf die hier zu kleinen Häufchen vereinigten freien Zellen zwischen dem Fettkörper in der Umgebung des Darmes. Übrigens sei hier bemerkt, daß der Darm zum Zweck besserer Konservierung und um dünne Schnitte herstellen zu können, herauspräpariert wurde, sodaß die fraglichen Zellen nur in ihren nähern Lagebeziehungen zum Darm studiert werden konnten. Ob und in welchem Umfange sie sich sonst noch im Körper der Larve nachweisen lassen, muß hier unberücksichtigt bleiben.

Eine Proliferation am Imaginalring ist bisher nicht zu konstatieren.

Während in den vorhergehenden Stadien der spinnenden Raupe eine Abhebung der Chitinintima noch nicht stattgefunden hat, sieht man, noch während die Raupe mit der Herstellung des Kokons beschäftigt ist, im Kropf die Loslösung des Epithels teils weiter vorbereitet, teils schon an einzelnen Stellen vollendet. Die Epithelzellen verraten die Tendenz, einander näher zu rücken, wobei sie nicht so flach bleiben wie an dem intakten Kropf. Schon etwas früher sieht man, wie infolge der starken Faltung sich die einzelnen Lamellen, aus welchen die Intima aufgebaut ist, gegeneinander verschieben und voneinander trennen. Später zerbricht dann hier und da die oberflächliche Lamelle, deren Elastizität der übermäßigen Faltung

nicht mehr zu folgen vermag. Übrigens scheint aber auch das Chitin eine Veränderung zu erfahren, welche es spröder macht: wenigstens findet man in ihm häufig runde dunkle Körnchen oder an andern Stellen kleinste Splitter einer zerdrückten, spröden Substanz, welche streckenweise einen dichten, peripherischen Saum um das reduzierte Darmlumen bilden. Ob diese Körner und Splitter gleicher Natur sind, muß vorläufig unentschieden bleiben. — Stellenweise löst sich nun auch die innere Chitinlamelle schon vom Epithel ab, sodaß es frei gegen den so entstandenen Hohlraum vorliegt. In den Lücken zwischen Epithel und Intima findet man dann eine lockere feinkörnige Masse. Die ganze Intima erscheint jetzt von geringerer Affinität zu Säurefuchsin als vorher.

Ungefähr sechs Stunden nachdem die Raupe mit dem Spinnen begonnen hat, findet man im Kropf, jedoch nur da, wo sich die Intima vom Epithel getrennt hat, einen reichlichen, feinkörnigen Detritus in dem Zwischenraum, welcher schwach rötlich tingiert ist. In diesem Detritus liegen stellenweise gröbere und wenig stärker färbbare (Säurefuchsin) Körner von unregelmäßiger Gestalt. Eine totale Abhebung der Intima ist noch nicht zu konstatieren, vielmehr haftet sie in ihrer größten Ausdehnung noch fest am Epithel, und im Ösophagus und in der Mundhöhle hat sich die hier resistenterere Intima überhaupt noch nicht verändert.

In der Umgebung des Kropfes, nicht nur im Fettkörper, sondern auch zwischen den Muskeln und Falten des Kropfes, finden sich stellenweise ziemlich zahlreiche Wanderzellen ein, welche jedoch im Gegensatz zu jenen früher beschriebenen Haufen bildenden Zellen keine Spur von Degeneration erkennen lassen. Sie übertreffen die gewöhnlichen Blutzellen an Größe oft um das Doppelte und sind von sehr veränderlicher Form. Man findet sie bald einzeln, bald stärker gehäuft, doch ist von einer phagocytären Tätigkeit nirgends etwas zu bemerken. Die Muskeln erhalten sich durchaus intakt, und die einzige Veränderung, welche man an ihnen wahrnimmt, besteht in einer Chromatinanreicherung der Kerne, deren peripherisch gelegene häufig das Sarcolemma buckelartig vorwölben und sich im ganzen etwas vergrößert zu haben scheinen. Übrigens sei darauf hingewiesen, daß die schwer zu beschreibenden geringen Veränderungen, welche auf verschiedenen Stadien an den Muskelkernen bemerkt werden, möglicherweise wenigstens zum Teil auf individuelle Verschiedenheiten, Stoffwechselzustände oder auch auf das verschiedene Geschlecht zurückgeführt werden können, daher sie als

Kriterium für stattgehabte Veränderungen histiolytischer oder histio-genetischer Natur nur einen beschränkten Wert haben.

Bemerkenswert wird jetzt das Verhalten des vordern Imaginal-ringes. Seine Zellen befinden sich im Zustande der Proliferation, ohne daß jedoch Stadien direkter oder indirekter Kernteilung nach-gewiesen werden konnten. Die Kerne sind klein und reicher an Chromatin als früher; sie liegen so dicht gedrängt, daß die zugehörigen Zellen sich gegeneinander nicht mehr abgrenzen lassen, und die Interzellularlücken (Fig. 3 *i*) sind verschwunden. Sehr auffallend ist die Tatsache, daß da, wo die Unterscheidung cylindrischer Epithelzellen noch möglich ist, wie auf der höchsten Erhebung des Imaginalwulstes, in derselben Zelle mehrere (bis 5) verschieden große Kerne angetroffen werden, sodaß entweder eine mehrfache Teilung des Kerns der Teilung der Zelle vorausgeht (während an eine Verschmelzung mehrerer Zellen miteinander wohl kaum gedacht werden kann) oder der Kern eine so verzweigte Gestalt annimmt, daß jeder gesonderte Anschnitt eines seiner Ausläufer einen besondern Kern vortäuscht.

Zwischen der auf- und absteigenden Wand des Kropfes finden sich dieselben Wanderzellen, die wir jetzt überall in der Kropfpleura antreffen, jedoch nicht in auffallender Häufung.

Bei der 8–10 Stunden nach dem Beginn des Spinnens konservierten Raupe ist die Degeneration der zuerst auftretenden freien Zellen nicht in demselben Maße vorgeschritten wie bei den nächst-jüngern Larven. Vielmehr finden sich auf Degeneration hindeutende Anzeichen nur in beschränktem Maße vor. Entweder haben sich also inzwischen die degenerierenden Zellen des vorigen Stadiums aufgelöst, und es hat eine Neueinwanderung von Amöbocyten in die Muskelwand stattgefunden, oder die Degeneration hält nicht bei allen Individuen mit den übrigen Veränderungen des Darmes gleichen Schritt. — Die Ablösung der Intima vom Epithel ist weiter vorgeschritten, zeigt aber im Ösophagus erst die ersten Anfänge. Im Kropf zerfällt die Intima in ihre Lamellen und hängt nur noch in beschränktem Maße mit dem Epithel zusammen. Indem der epitheliale Darmschlauch nun nicht mehr durch die Intima in eine bestimmte Form gezwungen wird, ordnen sich die Zellen unter Ausgleich der Falten zu einer einfachen faltenfreien Schlauchwand an, ein Prozeß, dessen Anfänge auf dem vorliegenden Stadium schon deutlich zu erkennen sind. Doch finden sich noch immer im Kropf

weite Strecken, auf welchen der Zusammenhang der Intima mit dem Epithel noch ebenso wenig gestört ist wie im Ösophagus.

Ein merkwürdiges und wohl exzeptionelles Verhalten wurde am Kopf einer Raupe auf dem verliegenden Stadium beobachtet: Der Kropf zeigte im wesentlichen den gleichen Bau seiner stark gefalteten Wand wie sonst; an einer Stelle aber stülpte sich seine Wand zu einem die Ausdehnung des übrigen normalen Teils um das 3—4fache übertreffenden Sack aus, von dessen außerordentlich gedehnter, plattzelliger und nur sehr wenig gefalteter Epithelwand sich die unterste Intimalamelle schon vollständig abgehoben hatte. Weiter hinten erweiterte sich dieser Sack derart, daß der normal gefaltete Abschnitt im Querschnitt nur den Eindruck eines Divertikels des erstern machte. Schließlich nimmt der ganze Kropf das Aussehen des Sackes an, erscheint also sehr erheblich erweitert, ohne daß eine Inhaltsmasse vorhanden wäre, welche für diese Auftreibung verantwortlich gemacht werden könnte. Möglicherweise wird sie durch verschluckte Luft hervorgerufen.

Die Kerne des Imaginalringes haben sich weiter vermehrt, ohne daß es gelingt, irgendwelche Kernteilungsfiguren aufzufinden. Wie diese Proliferation eigentlich vor sich geht, bleibt auch hier problematisch.

An dem in den Mitteldarm eingestülpten Kropfteil fällt der größere Kernreichtum des Epithels auf, welcher auf die Verkürzung zurückzuführen ist, welche dieser Abschnitt jetzt erfährt, und ferner seine Erklärung darin findet, daß sich das Epithel von der Intima trennt und infolgedessen seine Falten allmählich ausgleicht. Dabei rücken die Zellen enger zusammen, ihre Hauptachse streckt sich, und die Kerne der früher platten Zellen runden sich mehr ab und stellen sich zum Teil mit ihrer längsten Achse senkrecht zur Oberfläche, während andere noch die ursprüngliche Orientierung (längste Achse des Kernes senkrecht zur Hauptachse der Zelle) beibehalten.

Einen Tag nach dem Beginn des Spinnens löst sich auch die Intima des Ösophagus (Fig. 5 *in*) und der Mundhöhle definitiv vom Epithel ab. Die Muskelfasern scheinen gleichzeitig mit den Epithelzellen ihre Verbindung mit der Intima zu lösen, wenigstens fand ich keine Objekte unter meinem Material, welche dagegen gesprochen hätten. Die Ablösung der Intima erfolgt auch hier unter Bildung eines lockern, körneligen Detritus (Fig. 5 *dt*) zwischen Intima und Epithel. Die Epithelzellen stehen nirgends mehr in Zusammenhang mit der Intima. Ihre Anordnung ist recht unregelmäßig (Fig. 5 *Ep*).

doch wird die Kontinuität des Epithelschlauches nirgends unterbrochen, weil die Zellen untereinander in Verbindung bleiben, häufig allerdings nur durch einen dünnen Fortsatz ihrer Oberfläche. Diese letztere entsendet hier und da einen Plasmaausläufer nach der Intima zu, welche frei endigen und in welchen es sich um diejenigen pseudopodienartig ausgezogenen Partien des Zelleibes zu handeln scheint, welche sich zuletzt von der Intima losgelöst haben. Das circumnucleare Sarc fällt noch immer durch die reichliche und wie früher stark färbbare Körnelung auf, welche sich indessen etwas mehr ausgebreitet und gelockert hat, sodaß der Kern durch sie nicht mehr verdeckt wird. Ebenso ist die Lagerung der Chromatinkörnchen in den Kernen eine weniger dichte als auf frühern Stadien.

Die Muskulatur zeigt eine überwiegende Affinität zu Säurefuchsin, ist aber sonst unverändert und deutlich quergestreift.

Im Kropfe ist die Intima ebenfalls vollständig abgestoßen und liegt stark gefaltet in dem gegen früher sehr verengten Lumen. Das Epithel bildet stellenweise noch Falten, hat aber vielfach schon die Gestalt eines nahezu glattwandigen Schlauches. Seine Zellen sind teils abgeplattet und bilden dann ein regelmäßiges Epithel, teils liegen sie in unregelmäßigen Haufen und zeigen sehr verschiedene Gestalten, doch ist auch hier die zellige Wand nirgends unterbrochen. Im Bau des Kernes und Sarc lassen sie eine weitgehende Übereinstimmung mit den Zellen des Ösophagus erkennen. Am dichtesten gehäuft trifft man die Epithelzellen in dem eingestülpten Kropfteile an, da sie sich hier nicht allein von der Intima zurückziehen, sondern der ganze im Mitteldarm gelegene Abschnitt sich verkürzt. Dabei nehmen die Zellen der absteigenden, innern Kropfwand vielfach cylindrische Gestalt an, ohne einander jedoch überall mit den Seitenflächen zu berühren. Hinsichtlich des Chromatinreichtums der Kerne und der starken Färbbarkeit des Cytoplasmas stimmen sie mit den übrigen Zellen des Vorderdarmes überein. — Die Proliferation am Imaginalring scheint noch fortzudauern.

Bei einer 36 Stunden nach dem Beginn des Spinnens konservierten Larve findet man den Vorderdarm in folgendem Zustand: Das Epithel umgibt die abgestoßene, kollabierte, aber ihre Form noch deutlich wahrende Intima des Ösophagus und der Mundhöhle in Form eines regelmäßigen faltenlosen Schlauches. Die Zellen haben ihre frühere (aus Fig. 5 ersichtliche) unregelmäßige Lagerung und Form aufgegeben und sind zu einem regelmäßigen cylindrischen bis kubischen Epithel zusammengetreten, wobei jedoch hier und da

Intercellularlücken bestehen bleiben, welche aber die Darmwand nirgends ganz perforieren. Die einzelnen Zellen haben an Größe verloren, wohl infolge der Ausstoßung cytoplasmatischer Bestandteile oder Produkte ohne darauffolgenden Ersatz. Die ausgestoßenen Bestandteile findet man zwischen Intima und Epithel vorwiegend der Oberfläche des letztern angelagert in Form sphärischer Ballen, welche an die Secrettropfen des Mitteldarmes erinnern und deren körneliger Inhalt sich wenig blasser färbt als das Sarc der Ösophaguszellen. Die Kerne richten sich in ihrer Form, Größe und Orientierung nach ihren Zellen und erscheinen insofern gegen früher verändert, als größere Chromatinballen in ihnen auftreten. Die Struktur der Zellen ist recht auffallend, auf diesem Stadium aber noch nicht überall rein zur Entwicklung gekommen. Wo letzteres der Fall ist, erkennt man an der Oberfläche des Epithels eine sehr zarte, aber ihrer sehr dunklen Färbung wegen leicht nachweisbare Oberflächenschicht von nicht chitinöser Beschaffenheit, deren Auflösung in nebeneinander liegende Körnchen auch mit Hilfe der stärksten Vergrößerungen nicht gelingt. Nicht weit von dieser entfernt nach außen (basalwärts) folgt eine innere Körnerreihe (Fig. 6 *ir*), welche nach Anwendung der VAN GIESON'schen Färbung deutlich zur Darstellung kommt und bei schwächern Vergrößerungen den Eindruck einer etwas hellern, der äußern Oberflächenschicht (*or*) parallel laufenden Linie macht. Zwischen der Oberflächenschicht (*or*) und der Körnerreihe (*ir*) ist das Sarc senkrecht zur Oberfläche gestreift, und an günstigen Stellen erkennt man, daß von jedem Körnchen ein Stiften zur Oberfläche läuft oder, anders ausgedrückt, daß jedes der Fädchen, welche die Streifung hervorrufen, an seiner Basis zu einem Körnchen anschwillt. Ob die Bezeichnung Basis hier angewendet werden kann oder ob sich die Fädchen über die Körner hinaus basalwärts in das Sarc fortsetzen, konnte ich nicht ermitteln; doch scheint letzteres der Fall zu sein, da Sarcfäden sich auch im übrigen Zelleib gelegentlich nachweisen lassen, am deutlichsten in den basalen Zellpartien. Sie sind hier aber durch das sehr feinkörnige und stark färbbare Hyalom zu sehr verdeckt, als daß ein Zusammenhang derselben mit den Stäbchen des Oberflächensaumes nachgewiesen werden könnte. — Der ganze Saum erscheint etwas heller als das übrige Sarc, weil er keine Körnchen enthält und mehr Pikrinsäure als Säurefuchsin aufnimmt. Eine ähnliche Bildung konnte schon auf einem frühern Stadium nachgewiesen werden.

An der Basis des Epithels ist eine faltenreiche Grenzlamelle

(Fig. 6 *GL*) zur Entwicklung gekommen, von der ich nicht mit absoluter Sicherheit angeben kann, ob sie auf Wanderzellen zurückzuführen oder als Produkt der Epithelzellen selbst anzusehen sei. Da aber kein Zustand beobachtet wurde, in welchem Wanderzellen das sich formierende Epithel derart umgaben, daß man sie als Bildner der Lamelle ansehen dürfte, neige ich mich nicht ohne einige Bedenken der Ansicht zu, daß die Membranen der Epithelzellen, deren Rigidität sie auf frühern Stadien zwang, sich vom Zellkörper loszulösen (cf. Fig. 4). bei der regelmäßigen Anordnung der Zellen zu einem cylindrischen oder kubischen Epithel, welche zugleich eine Verkleinerung der Basalfläche verursacht, sich in Falten legen, sich von der Sarcbasis abheben und nun die Grenzlamelle (dann Basalmembran zu nennen) bilden. Daß die Zellmembran während der Abstoßung der Intima schon eine Umbildung erleidet, sahen wir früher, sodaß es jetzt nicht auffallen kann, wenn die Basalmembran (*GL*) zarter erscheint als die Zellmembranen auf dem Stadium der Fig. 4. Eine Schwierigkeit besteht jedoch darin, daß die Basalmembran sich nicht als Zellmembran zwischen die Zellen fortsetzt, sodaß es scheint, als seien die Zellen aus ihren Membranen ausgeschlüpft, als hätten sie sich gehäutet; doch dringen basale Plasmaausläufer noch in die stärkern Falten der Basalmembran ein. — Die physiologische Bedeutung dieser Membran dürfte darin zu suchen sein, daß sie das Epithel, welches mit der Intima jede Festigkeit verloren hat, stützt und gegen die perturbierende Wirkung der umgebenden Muskeln schützt, auf deren Aktionsfähigkeit die noch vorhandene Querstreifung schließen läßt.

Die Epithellücken, durch welche die Muskelansätze an die Intima herantraten, sind geschlossen. Die Muskelköpfe setzen sich an die Basis der Zellen an, ohne daß eine scharfe Grenze zu erkennen wäre. Die Grenzlamelle umgreift sie mit einem zylindrischen nach außen vorspringenden Ansatz (cf. Fig. 6). Im Kropf werden die kubischen Zellen platt und umgeben nunmehr als vollkommen faltenloser Schlauch die abgestoßene und stark zusammengedrückte Intima. Von dem Außensaum ist nur die dunkle Oberflächenlinie nachweisbar, die Kerne liegen der Oberfläche der Zellen parallel und sind nach Maßgabe der Abplattung des Epithels mehr oder weniger stark gestreckt. Die Basalmembran ist auch im Kropf deutlich entwickelt. Am Kropfende haben sich die Zellen von der Intima zurückgezogen derart, daß der eingestülpte Teil vollkommen zellenfrei in den Mitteldarm hineinhängt, der Epithelschlauch aber ohne Einstülpung in

den Imaginalring übergeht. Diese Form des Epithelschlauches wurde notwendig, um die Intima überhaupt bei der Häutung aus dem Vorderdarm entfernen zu können. — Wo im hintern Kropfabschnitt die Zellen weniger stark abgeplattet sind, zeigen sie denselben feinem Bau wie im Ösophagus, d. h. der Außensaum kommt auch hier vollständig zur Entwicklung. Infolge der erheblichen Verkürzung des hintern Kropfes ist sein Zellenreichtum dem vordern Abschnitt gegenüber sehr auffallend, und auch hier ist es noch nicht zu einer überall gleichen und regelmäßigen Anordnung der Zellen gekommen, welche stellenweise sehr dicht gedrängt liegen und bei dem Mangel scharfer Grenzen den Eindruck eines Syncytiums machen. Letzteres ist auch in der Proliferationszone des Imaginalringes der Fall, dessen auffallend kleine Kerne in mehreren Schichten übereinander liegen.

Bis zu der am dritten Tage nach dem Beginn des Spinnens stattfindenden Häutung zur Puppe macht der Vorderdarm nur noch geringe Veränderungen durch.

Im Kropf sahen wir schon früher zwischen Intima und Epithel bei der Trennung beider voneinander Massen auftreten, welche von den Zellen stammen und jetzt noch erheblich vermehrt werden, indem eine fortgesetzte Ausscheidung stattfindet. Im allgemeinen hat diese Masse ein grobmaschiges, feinfädig-körneliges Gefüge, nimmt aber in der nächsten Umgebung der zusammengeknittert im Lumen gelegenen Intima die Gestalt einer lamellosen Haut an, welche, ohne die Falten der Intima mitzumachen, eine geschlossene Hülle um diese bildet (Fig. 7 *H, dt*). Nach innen von dieser Hüllhaut (*H*) zeigen die ausgeschiedenen Massen (*dt*) in die Intimafalten (*int*) eindringend eine ähnliche Beschaffenheit wie zwischen dem Häutchen (*H*) und dem Epithel (*Ep*). Im ganzen Darmlumen, besonders reichlich aber der Oberflächenschicht des Epithels anliegend, findet man in den verschiedenen Kropfabschnitten in verschiedener Häufigkeit mit Säurefuchsin sehr intensiv gefärbte Kugeln, welche als solche in den Zellen selbst nicht nachweisbar sind, aber von ihnen ausgeschieden werden und erst im Darmlumen ihre charakteristische Gestalt annehmen. Sie sind vollkommen homogen und scheinen zu zerfallen, um den netzig-körnelligen Detritus zu bilden. Doch ist die Möglichkeit offen zu halten, daß es sich in ihnen um ein flüssiges Secret der Zellen handelt, welches sich infolge der Einwirkung von Reagentien in der Form homogener Kugeln niederschlägt. Zwischen

den Intimafalten, also im Lumen des alten (larvalen) Darmes, liegen reichliche basophile Körnermassen.

In diesen zwischen Intima und Epithel gelegenen und kurz vor der Häutung sich noch auffallend vermehrenden Ausscheidungsprodukten wird man Vorrichtungen erblicken dürfen, welche den Prozeß der Entfernung der Intima unter möglichster Schonung des Epithels begünstigen. Durch die netzige Masse wird die Intima weit vom Epithel getrennt und ihr Vorwärtsgleiten jedenfalls erleichtert. Die Hüllhaut, welche die Intima umgibt, verleiht dieser eine glatte, leicht gleitende und das Epithel vor Verletzungen schützende Außenfläche. Mit der Ausscheidung der besprochenen Massen scheint eine in den letzten Stadien der Larvenzeit auftretende Vacuolenbildung in den Zellen des Kropfendes (Fig. 8 v) nur in untergeordnetem Zusammenhang zu stehen, denn sie bleibt auf die früher in den Mitteldarm eingestülpten Partien des Vorderdarmes beschränkt. — Später findet man bei dem Übergang zum Puppenstadium an der Innenfläche des im Querschnitt sehr regelmäßig kreisförmigen Epithels eine dichte Schicht sehr feiner Granula, welche sich mit Pikrinsäure färben, während die fuchsinophilen Kügelchen und die netzigen Massen verschwunden sind und die Intima bei ihrem Vorwärtsrücken die hintern Kropfpartien bereits verlassen hat.

Die schwer zu beschreibenden, der Erscheinung nach geringfügigen Veränderungen, welche bis zum Übergang in das Puppenstadium die Muskulatur des Vorderdarmes durchgemacht hat, sind ohne größere Bedeutung, weil der allgemeine Bau der Muskelfasern sich erhält, Fibrillen und Querstreifung stets nachweisbar bleiben, wenngleich die Querstreifung häufig kaum noch erkannt werden kann, gelegentlich aber durchaus deutlich hervortritt. Von einem Einfluß der namentlich in der Umgebung des früher eingestülpten Kropfendes sehr zahlreich auftretenden freien Zellen auf die Muskulatur ist nichts zu bemerken.

Während der letzten Larvenperiode am dritten Tage nach dem Beginn des Spinnens findet man häufig namentlich am Kropf die Basalmembran von dem Epithel abgerückt und von reichlichen freien Zellen belegt. Vielfach gelingt zu dieser Zeit aber der Nachweis der Lamelle überhaupt nicht mehr, und sie scheint sich aufgelöst zu haben.

Am Ende des Kropfes fiel schon früher der größere Zellenreichtum auf, welcher zustande kam, indem sich die in den Mitteldarm

eingestülpte Falte derart ausglich, daß die Zellen sich von der Intima oralwärts zurückzogen. Dabei scheint es zu einer sekundären Vereinigung mehrerer Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse zu kommen (Fig. 8 *lv, n*). Andererseits aber scheint es auch möglich zu sein, daß diese Kernnester, deren Sarckomplexe sich oft ziemlich scharf voneinander abgrenzen, aus proliferierenden Kernen des Imaginalringes hervorgegangen sind. Mir ist die erstere Auffassung wahrscheinlicher, erstens, weil die Kerne des Kropfes nach Größe und Bau mehr mit den übrigen als mit den Kernen des Imaginalringes übereinstimmen, und zweitens, weil sie innerhalb der Nester nicht selten eine Anordnung erkennen lassen, welche darauf hindeutet, daß sie durch die vollständige Konfusion der Zellen einer Falte zustande gekommen seien. Diese Faltenbildung ist zunächst die Folge der starken Verkürzung, welche dieser Darmabschnitt erfahren muß, damit seine Einstülpung in den Mitteldarm aufgehoben werde. Die letzten Zellen des Kropfes sind jetzt zugleich die am weitesten analwärts gelegenen. Ihr schon erwähnter vacuolärer Bau tritt auf dem schiefen Querschnitt in Fig. 8 sehr deutlich hervor.

Die Zellen des Imaginalringes zeigen jetzt im allgemeinen eine regelmäßige Anordnung (Fig. 8 *i*) und meist deutliche Grenzen. Die Proliferation scheint während der letzten Larvenstadien zu ruhen. Das verschiedene Aussehen des Epithels am Vorderdarmende, Imaginalring und Mitteldarm, an dessen vorderm Ende das junge Puppenepithel (*PE*) schon gebildet ist, wird durch Fig. 8 zur Anschauung gebracht. Der Schnitt geht derart schief (quer) durch die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm, daß alle drei Epithelschichten getroffen sind.

3. Puppe am ersten Tage.

Mit der Entfernung der Intima aus dem Vorderdarm während der Häutung wird dessen Lumen stark reduziert, indem der Epithelschlauch sich in Falten legt. Die hierdurch bedingte Verkleinerung des Durchmessers geht im Kropf so weit, daß ihr die Ringmuskulatur durch Kontraktion allein nicht mehr folgen kann, sondern daß die Fasern gezwungen werden, sich in Windungen zu legen. Daß eine weitgehende Verkürzung der Fasern stattgefunden hat, ist aus den tiefen, engen Falten zu ersehen, welche das Sarcolemma bildet. Die Querstreifung scheint fast durchweg geschwunden zu sein, mit Ausnahme der Muskeln der Mundhöhle, an welchen sie noch leicht nachgewiesen werden kann. Ebenso sind weiter hinten noch vereinzelte

sich gelb färbende Fibrillenbündel quergestreift, sowie die Fasern in der Umgebung des Imaginalringes. — Die Basalmembran ist verschwunden. Die Zellen des Vorderdarmes hängen meist nur noch durch Vermittlung der früher senkrecht gestreiften Oberflächenschicht fest miteinander zusammen und sind mehr oder minder in die Länge gestreckt. An der Oberflächenschicht ist eine zarte chitinöse Intima zur Entwicklung gekommen, welche sich bei manchen Präparaten abhebt und dann sehr deutlich zu erkennen ist. Eine Unterscheidung der einzelnen Vorderdarmabschnitte bleibt noch möglich. Die Wand des Ösophagus legt sich wieder in ähnliche Falten wie vor der Entfernung der Larvenintima und ist durch ihr Querschnittsbild deutlich gekennzeichnet (Fig. 9). Der Imaginalring, welcher sich mit dem Ende des Ösophagus wieder etwas in den Mitteldarm eingestülpt hat, tritt deutlich hervor. Auch die mehrkernigen Zellenkomplexe, welche jetzt durchaus den Eindruck mehrkerniger Zellen machen, charakterisieren noch das Kropfende.

Wie aus dem Vergleich der in gleicher Vergrößerung gezeichneten Figg. 2 u. 9 hervorgeht, sind die Epithelzellen des Ösophagus während der beschriebenen Umbildungen erheblich kleiner geworden, eine Tatsache, welche sich wenigstens zum Teil daraus erklärt, daß die Zellen während der Abstoßung der Intima durch die Absonderung der früher beschriebenen Sarcprodukte (cf. Fig. 7 *dt*) einen Stoffverlust erleiden. Auch der Kern hat eine beträchtliche Verringerung seines Volumens erfahren und erscheint chromatinreich. Hier und da treten deutlich rot gefärbte größere Paranucleinklümpchen in ihm auf, welche jedoch streckenweise noch in allen Kernen der betreffenden Epithellage fehlen. In der Form weichen die Zellen nicht wesentlich von ihrem larvalen Zustande ab; wie in diesem ragen sie auch jetzt mit einer mehr oder minder ausgedehnten Partie ihrer Basis frei in die Leibeshöhle hinein, stehen aber durchweg in kontinuierlicher Verbindung miteinander durch einen plasmatischen Oberflächensaum, den wir auch früher schon antrafen. Eine deutliche Struktur läßt jedoch dieser Saum nicht mehr erkennen, und es scheint, als ob sich die Schicht zwischen der innern Körnerreihe und der Oberflächenhaut früherer Stadien (Fig. 6) in die Chitinintima des Puppenösophagus verwandelt habe, an welcher aber der Nachweis irgendwelcher auf diese Genese hinweisender Strukturen nicht möglich ist. Der übrige Zelleib zeigt noch dieselbe Beschaffenheit wie in Fig. 6, ist gleichmäßig feinkörnig und stellenweise feinfädig-vacuolär struiert, sodaß die Anhäufung dunkel färb-

barer Körner in der Umgebung des Kerns als ein Übergangsstadium anzusehen ist. Im allgemeinen stimmt also auch hinsichtlich der Beschaffenheit des Sarcos das junge Puppenepithel noch mit dem Larvenepithel mehr überein als mit den dazwischen gelegenen Umformungsstadien.

Die Basalmembran ist gleichfalls nur von provisorischer Bedeutung und scheint sich in der Leibeshöhle restlos aufzulösen. Für den Zweck, welcher hypothetisch für sie angenommen wurde, ist sie jetzt überflüssig geworden, einmal, weil eine neue, wenn auch nur sehr zarte Intima vorhanden ist, und ferner, weil die Muskelkontraktion ihr Maximum erreicht hat und das junge Epithel nicht mehr beeinflussen kann.

Hinsichtlich der Muskelansätze konnte man vermuten, daß sie jetzt wieder mit der neuen Intima in direkte Berührung treten würden. Es ist mir aber in keinem Fall gelungen, den Ansatz des Muskelkopfes an die Intima nachzuweisen; weiter als bis zur Epithelbasis ließen sich die Muskelfasern nicht verfolgen. Die Ringmuskulatur ist stark kontrahiert, und auffallenderweise ist die nach außen gerichtete Partie des Sarcolemmas sehr dick und durch ihre intensiv rote Färbung auffallend der dünnen und schwächeren dem Darm zugewendeten Hälfte gegenüber ausgezeichnet. Die Kerne sind arm an Chromatin; von einer Querstreifung kann kaum noch die Rede sein. Die fibrilläre Struktur ist deutlich erhalten. An den Längsmuskeln sind Veränderungen zu konstatieren, welche sich vorwiegend in einer mehr gleichmäßigen, nicht mehr gruppenweisen Anordnung der Fibrillenquerschnitte ausspricht. Im allgemeinen nehmen die Muskeln Säurefuchsin auf; nur selten findet man noch gelb gefärbte Partien, an welchen dann entweder die Querstreifung noch nachweisbar ist oder welche in Form unregelmäßiger Klumpen im Myoplasma eine fibrilläre Struktur nicht mehr erkennen lassen. Die Längsfaserquerschnitte und Dilatoren haben eine auffallende Volumenverringerung erfahren, von welcher die am wenigsten veränderte Ringmuskellage in weit geringerem Grade betroffen ist.

Das Epithel des frühern Kropfabchnittes ist dem Ösophagusepithel gegenüber namentlich durch die sehr erhebliche Streckung der Mehrzahl seiner Zellen ausgezeichnet. Ihre Seitenflächen sind in der Regel ebenfalls durch verschieden weite Intercellularräume getrennt, ihre Basis ist seltener abgerundet, in der Regel pseudopodienartig lang ausgezogen, und die Ausläufer der einzelnen Zellen setzen sich

entweder untereinander oder mit der umliegenden Muskulatur in Verbindung (Fig. 10). Wie im Ösophagus so ist auch hier eine zarte chitinöse Intima (in *p*) entwickelt, welche dem umgewandelten Innenraum früherer Stadien entspricht. Basalwärts von der Intima liegt eine ziemlich mächtige Schicht, welche sich blasser färbt (Säurefuchsin) als das Sarc der Zellen und einen feinfädig-filzigen Bau erkennen läßt.

Die Kerne richten sich in ihrer Form im allgemeinen nach der Zelle und haben ihre Größe kaum verändert, wie sich aus dem Vergleich der Figg. 7 u. 10 ergibt, aus welchen auch die verschiedene Lagerung des Chromatins während beider Entwicklungsstadien ersichtlich ist.

Am Ende des Kropfes in der Nähe des Imaginalringes ist die Intima etwas stärker entwickelt als weiter vorn. Übrigens sei bemerkt, daß sie sich weder mit Säurefuchsin noch mit Pikrinsäure färbt, während das Chitin doch in der Regel einen dieser beiden Farbstoffe aufnimmt. Aus der starken Faltung der Intima geht hervor, daß diese als rigide Schicht schon präformiert gewesen sein muß, bevor die alte Intima aus dem Darm entfernt wurde und die Faltung des vorher glatten Epithels stattfand. Die Zellen sind hier weniger stark gestreckt als in den vordern Kropfpartigen, erscheinen im allgemeinen stärker gefärbt (Säurefuchsin), und ihre schwächer färbbare Oberflächenschicht zeigt nicht das feinfilzige Aussehen, welches die gleiche Schicht der vordern Kropfpartigen charakterisiert. An der Basis laufen auch hier die Zellen oder Zellenkomplexe (?) in strangförmige Ausläufer aus, welche sich untereinander verbinden und ein die Basalmembran vertretendes weites Maschenwerk bilden (Fig. 11 *b z a*). Wie schon bei den ältern Larvenstadien trifft man auch bei der jungen Puppe am Ende des Kropfes in sehr vielen Epithelzellen mehrere Kerne an. Die eine größere Anzahl von Kernen umschließende Plasmamasse verhält sich genau wie das Sarc der übrigen, einkernigen Zellen, sodaß wir hier anscheinend vielkernige Zellen vor uns haben, welche jedoch genetisch als wahrscheinlich sekundär miteinander verschmolzene Zellen aufzufassen sind und nicht als Syncytien, welche durch Vermehrung des Kerns einer Zelle bei unterbleibender Zellteilung entstanden seien.

Der Imaginalring, dessen Proliferation wir schon in der letzten Larvenzeit ruhen sahen, zeigt keine bemerkenswerten Veränderungen. Kernteilungsfiguren konnten bis zu dem vorliegenden Sta-

dium trotz genauester Durchsicht der Präparate nicht nachgewiesen werden.

4. Puppe am 2. Tage.

Am vordern Ende hat sich der Vorderdarm derart zusammengezogen, daß sein Lumen vollkommen verschwunden ist. Die eng aneinander gepreßten Wände der Intima durchziehen den Querschnitt als vielfach gewundene längste Achse, während die Wände des Ösophagus rechts und links von dieser Achse nahezu einander parallel verlaufen. Die Zellen treten mit ihren Oberflächen lückenlos an die Intima heran, und ihre Seitenwände stoßen etwa bis zur Hälfte der Zellhöhe aneinander, um dann basalwärts auseinander zu weichen, indem das basale Ende jeder Zelle sich in einen plasmatischen Strang fortsetzt, welcher, gelegentlich Verbindungen mit benachbarten Sarcsträngen eingehend, sich zwischen den Muskelfasern verliert. Wo die Zellen seitlich einander berühren, sind zarte aber deutliche Grenzen zu erkennen, welche sich meist nicht ganz bis zur Intima verfolgen lassen, diese jedoch, wie günstige Präparate lehren, erreichen. Die Affinität zu Säurefuchsin erweist sich am stärksten in der basalen Zellhälfte und nimmt nach der Oberfläche derart ab, daß die Intima von einer blaßrötlichen Sarczone umgeben wird, welche wie auch das Sarc des übrigen Zellkörpers fein und dicht gekörnelt erscheint, aber keine Sarcolinen erkennen läßt.

Die Kerne gehören durchweg der Lage nach dem dunkler gefärbten Abschnitt des Sarcleibes an und sind auffallend groß und von unregelmäßiger Gestalt. Sehr häufig gewinnt man den Eindruck, als ob eine Zelle mehrere Kerne enthalte. Nach eingehendem vergleichendem Studium der Schnittbilder bin ich hier jedoch zu der Überzeugung gekommen, daß jede Zelle nur einen Kern enthält, welcher aber gekrümmt und daher 2mal angeschnitten oder mehrfach eingeschnürt und dann 5—6mal angeschnitten sein kann. Der Kernraum ist ungleichmäßig von zahlreichen Nucleochondren ausgefüllt, welche stellenweise zu dichtern Häufchen sich vereinigen und verschiedene Größe haben.

Weiter oralwärts behält zwar der Querschnitt im allgemeinen seine Form bei, doch spaltet sich die Intima, welche seine längste Achse bildet, rechts und links an jedem Ende in drei Äste auf, welche ebensovielen kollabierten Falten der Ösophaguswand entsprechen. Analwärts dagegen tritt ein Lumen auf, welches zunächst

auf die zentrale Partie des Querschnittes beschränkt bleibt und in welches die gefaltete Intima mehr oder minder spitzzackig vorspringt. Indem sich schließlich das Lumen auch auf die peripherischen Räume ausdehnt, erreicht die Basis des Epithels die Muskelpleura, die Zellen sind weniger stark gestreckt, und ihre Ausläufer sind kürzer oder fehlen ganz. Gleichzeitig nimmt der weiter vorn abgeplattete Querschnitt allmählich die Form eines Ringes an. In dieser Ösophaguspartie erscheint das Plasma der Zellen weniger granulös, und schwächer färbbar und längs und netzig verlaufende Sarcolinen sind deutlich zu erkennen. In manchen Fällen bemerkt man, ohne daß eine Degeneration von Kernen stattfindet, stark gefärbte Kugeln von verschiedener Größe, welche chromatolytischen Produkten vollkommen gleichen; ob sie aus den Kernen stammen oder im Sarc entstanden sind, läßt sich nicht ermitteln. — Im Lumen findet sich ein körnelig-netziger Detritus von ähnlichem Aussehen wie in Fig. 7, der jedoch nur stellenweise den Ösophagus ausfüllt.

Der Imaginalring zeigt, ebenso wie die ihm benachbarte Partie des Vorderdarmes, in welche er übergeht, dasselbe Aussehen wie früher. An seiner Innenfläche ist eine Intima entwickelt, welche sich leicht von dem darunter gelegenen zellenreichen Epithel abhebt. Die zahlreichen Kerne sind klein und chromatinreich. Kernteilungsfiguren fehlen.

Die Pleura ist noch frei von Körnchenkugeln, und freie Zellen treten nicht in größerer Anzahl auf als früher, liegen vereinzelt und treten nur in der Umgebung der Tracheenenden zu Häufchen von ca. 40 Stück auf einem Querschnitt zusammen. Die Muskulatur hat ihre Affinität zu Pikrinsäure verloren und färbt sich mit Säurefuchsin. Sie vermag der Volumenverringerung des Vorderdarmes nicht mehr allein durch Kontraktion zu folgen, sondern die Fasern legen sich in Wellenlinien. Die Kerne sind chromatinreich und lassen keine Degeneration erkennen; neben verhältnismäßig großen werden vereinzelte oder zu Nestern vereinigte kleine bemerkt, welche peripherisch angeordnete Nucleochondren besitzen. Die rot gefärbten Fibrillen sind noch deutlich erhalten, aber nirgends mehr querstreift. Das Sarcolemma erscheint sehr stark gefaltet.

An der Grenze zwischen dem Vorder- und Mitteldarm, also in der Umgebung des vordern Imaginalringes, treten zwischen dem Fettkörper und der Darmwand polymorphe Zellen auf von teils amöboidem, teils spindelförmigem Aussehen, welche genau den schon früher am Enddarm sich zeigenden Zellen (Myoblasten) gleichen.

weshalb ich auf die dort gegebene Beschreibung und Abbildung verweisen kann. Diese Zellen umgeben den Darm nicht als geschlossener Ring, sondern ordnen sich zu asymmetrischen Haufen von unbestimmter Gestalt. Daß sie sich in lebhafter Proliferation befinden, beweisen die caryokinetischen Figuren, welche in verschiedener Anzahl nachgewiesen werden konnten. Da die Muskulatur noch vollkommen intakt ist, können diese Zellen nicht aus den Fasern stammen. Sie treten zuerst an der genannten Stelle in der beschriebenen Form auf und scheinen von freien Zellen der Entopleura genetisch abgeleitet werden zu müssen, welche am gleichen Ort schon auf jüngern Stadien nachgewiesen wurden und vielleicht vom hintern Imaginalring stammen. — Sehr auffallend ist die Tatsache, an welcher ich jedoch auf Grund meiner Präparate nicht zweifeln kann, daß ein Teil dieser zusammengehäuften Zellen an der Grenze zwischen Mittel- und Vorderdarm die Darmwand durchbricht und dann nach außen vom Larvenepithel des Mitteldarmes zwischen diesem und dem Puppenepithel angetroffen wird. Auch auf spätern Stadien findet man diese allmählich zerfallenden Zellen im Darmlumen; da sie in diesem eine andere Beschaffenheit annehmen als außerhalb desselben, kann ihr Eindringen nicht anormalerweise etwa während der Präparation geschehen sein, weil sonst die Zellen im Darmlumen den außerhalb desselben gelegenen vollkommen gleich sein müßten.

5. Puppe am 3. Tage.

Die Intima hat sich von der Oberfläche des Epithels abgelöst und liegt vielfach gewunden in dem Darmlumen, welches nur durch schmale Spalträume zwischen Intima und Epitheloberfläche repräsentiert wird, die leer erscheinen. Die Oberfläche der Zellen ist glatt und scharf, aber äußerst zart konturiert. Die Epithelzellen haben sich verkürzt und liegen vielfach mit breiter Basis der Pleura direkt auf, während nur an wenigen Stellen die gegen früher sehr verkürzten basalen Ausläufer erkennbar bleiben. Gleichzeitig schließen die Zellen jetzt fester aneinander, sodaß die Seitenflächen meistens in ihrer ganzen Ausdehnung einander berühren. Indem die ganze Zelle kontrahiert erscheint, sind auch die Kerne komprimiert, und daraus erklärt sich der scheinbare größere Reichtum an Chromatinkörnchen, welche jetzt enger aneinander gedrängt liegen. Das Sarc ist stark mit Säurefuchsin gefärbt und läßt keine deutliche Struktur erkennen, ist aber vorwiegend an der Basis, seltner zwischen

Kern und Zelloberfläche von verschiedenen großen Vacuolen durchsetzt, deren Wände stärker gefärbt und mit Chondren belegt sind und deren Inhalt auf den Präparaten fehlt. Die Zellgrenzen sind sehr undeutlich geworden und nur an wenigen Stellen noch zu erkennen.

Weiter analwärts in dem frühern Kropfabschnitt, dessen scharfe Abgrenzung vom vordern Darmabschnitt nicht mehr möglich ist, tritt die Oberflächengrenze des Epithels in Gestalt einer starken dunklen Linie viel deutlicher hervor als weiter vorn; diese Linie färbt sich intensiv mit Säurefuchsin und gleicht in ihrer Beschaffenheit den Sarcolinen, besteht also nicht aus Chitin. Das Sarc der in diesem Abschnitt stärker gestreckten Zellen zeigt außer stellenweise auftretenden und oft gehäuften Vacuolen mit der für den vordern Abschnitt beschriebenen Beschaffenheit ihrer Wände und ihres Inhalts ein deutliches, längsverlaufendes Linom und basal häufig eine mehr grobkörnige oder feinvacuoläre Struktur. An manchen Stellen treten Kerne auf, welche zwar in ihren Konturen noch intakt sind, aber reichliche chromatolytische Tropfen in einer mit Säurefuchsin gefärbten Inhaltsmasse eingebettet zeigen, ohne noch normale Nucleochondren zu enthalten. Bei der starken Volumenverringerung des Kropfes sind die Zellen in manchen Teilen der Darmwand sehr stark in die Länge gezogen und erscheinen fast fadenförmig. Letzteres gilt auch für den Bereich des zellenreichen Imaginalringes, welcher als solcher sehr leicht an den viel kleinern Kernen erkannt werden kann. In seiner nächsten Nachbarschaft ist die Kerndegeneration des Kropfes am stärksten.

Die Pleura des Vorderdarmes zeigt im größten vordern Abschnitt nur wenige Körnchenkugeln, welche fast nur peripherisch angetroffen werden und daher von außen in die Muscularis einzuwandern scheinen. Im Bereich des Imaginalringes dagegen findet man sie in erheblicher Anzahl zwischen den Muskelfasern bis zur Basis des Epithels. Sie gleichen im ganzen den Körnchenkugeln des Mitteldarmes (cf. diese), enthalten aber ausschließlich violett gefärbte Einschlüsse. Wenn man die Schnittserie von vorn nach hinten verfolgt, kann man ihr Werden Schritt für Schritt erkennen. Als freie kleine Wanderzellen dringen sie bis zur Peripherie der Muskulatur vor und allmählich tiefer in diese ein, um langsam heranzuwachsen, indem die charakteristischen intracytären Differenzierungen in immer steigender Anzahl zur Ausbildung kommen. Gelb oder rot gefärbte Körner sind in den freien Zellen dieses Darmabschnittes nicht nachweisbar.

Die Muskulatur zeigt im vordern Ösophagusabschnitt ein schwer zu beschreibendes Verhalten. Die Fasern sind kollabiert, ihre Konturen im Querschnitt ganz unregelmäßig und vielfach gefaltet: Sarcolemma und Inhalt sind nicht mehr deutlich unterscheidbar, beide intensiv rot gefärbt. Die Kerne befinden sich in sehr verschiedenen Zuständen: bald groß, bald klein, mehr oder minder gestreckt, mit zahlreichen oder wenigen Chromatinkörnchen, welche in den einen deutlich gesondert, in den andern konfundiert sind bis zur fast vollständigen Homogenität des Kerninhaltes. Peripherisch und im Innern mancher Fasern erkennt man Körnchen, welche den in den Körnchenkugeln liegenden auffallend gleichen und auch frei außerhalb der Fasern gefunden werden. Es ist daher anzunehmen, daß die aus den Fasern ausgetretenen Zerfallsprodukte von den freien Zellen phagocytär aufgenommen werden, sodaß also geformte umgebildete Teile der Muskelfasern in die Körnchenkugeln übergehen. Daraus erklärt sich auch die Tatsache, daß hier die Körnchen von vornherein die gleiche Beschaffenheit behalten, während am Mitteldarm erst im Körper der freien Zellen die Bildung der Körnchen stattfindet. In erster Linie scheinen diese plasmolytischen Körperchen dem Sarcolemma zu entstammen, welches wir erst da vollständig aufgelöst sehen, wo sich die meisten Körnchenkugeln finden, also in der Umgebung des Imaginalringes. Hier zeigen die Muskelfasern viel klarere Bilder als weiter vorn. Die äußersten starken Ringfasern lassen außer dem Sarcolemma auch noch deutlich die Fibrillen erkennen, welchen jedoch die Querstreifung fehlt und die sich mit Säurefuchsin färben. Weiter nach innen sieht man Fasern, welche sich von den äußersten nur durch das Fehlen des Sarcolemmas unterscheiden, andere, welche zwischen den noch erkennbaren Fibrillen violette Körnchen führen, und schließlich solche, welche keine Fibrillen mehr enthalten und als körnelige, rötlich gefärbte Bänder erscheinen. Die Kerne sehen auch hier recht verschieden aus, ohne daß eine bestimmte Kernform an einen bestimmten Zustand der Faser gebunden wäre. Degenerierende Kerne sind selten. Kontinuitätstrennungen der Muskelfasern wurden ebenso wenig bemerkt wie das Eindringen freier Zellen in die Faser selbst. Die Plasmolyten sind umgeformte ausgestoßene Teile (Zerfallsprodukte) der Faser, nicht unveränderte Bruchstücke derselben.

Sehr auffallend ist die Tatsache, daß auf diesem Stadium die polymorphen freien Zellen (Myoblasten) fast vollständig fehlen. Entweder ist ihr Auftreten also an individuell nicht konstante Zeit-

punkte gebunden, oder ihre Bildung ist anormalerweise bei dem vorliegenden Objekt unterblieben. Im Lumen des vordern Mitteldarmendes werden sie übrigens hier ebenfalls vermißt. Leider besitze ich Schnitte der kritischen Stelle nur von einer Puppe.

6. Puppe am 4. Tage.

Am vordern Ende besitzt der Ösophagus ein deutliches und weites Lumen, welches von der Intima umgeben ist. Unter der Voraussetzung, daß das vorliegende Objekt sich in demselben Zustand befunden hat wie die Puppe, welche am 3. Tage untersucht wurde, ist nicht zu verstehen, wie die Bildung eines Lumens innerhalb der Intima möglich wurde, da diese vom Epithel vollständig getrennt war und kein Material umschloß, welches etwa durch Quellung die kollabierten Intimawände auseinander gedrängt haben könnte. Man wird daher annehmen müssen, daß hier die Intima bei der jüngern Puppe wenigstens noch stellenweise fest mit der Epitheloberfläche verbunden war; daß dies nicht mehr in ihrer ganzen Ausdehnung der Fall ist, erkennt man leicht an den starken Falten der Chitinhaut, welche in das Lumen hineinragen, während die Epitheloberfläche vollkommen ungefaltet ist. Die Zellen des Epithels sind weit auseinander gerückt, sodaß ihre Seitenflächen einander nicht berühren. Nur ein verhältnismäßig schmales Plasmaband verbindet an der Oberfläche die Zellen miteinander, deren basale Ausläufer sich weit in die Pleura hineinerstrecken. Die polymorphen Kerne, welche mit der Gestalt der sehr verschieden geformten Zellen bis zu einem gewissen Grade übereinstimmen, lassen in der Regel weder eine starke Streckung noch Einschnürungen erkennen und erscheinen daher fast durchweg klumpig. Das Sarc ist dicht und ohne deutliche Struktur.

In dem frühern Kropfabschnitt findet man im wesentlichen die gleichen Verhältnisse, nur ist hier die Intima noch stärker gefaltet und das Chromatin der Kerne noch dichter gelagert. Hier und da zeigen sich Zellen von großen Vacuolen derart durchsetzt, daß nur die Vacuolenwände als feinkörnige, rot gefärbte Stränge, sowie die Membran und geringe, den Kern enthaltende Plasmareste übrig bleiben. In diesen Vacuolen fand ich entweder eine gelbkörnige Masse vorwiegend an den Wänden oder gar keinen Inhalt. Die Sarcereste enthalten zuweilen glänzende gelbrote Schollen. Nach hinten mehren sich diese Vacuolen und treiben die Zellen gelegentlich so stark auf, daß ihre Seitenwände die benachbarten Zellen

berühren. Der Vacuoleninhalt färbt sich hier bloß violett oder bleibt auch ganz ungefärbt. Am Kropf findet man auch wieder im Schnitt mehrere Kerne in einer Zelle, welche jedoch wahrscheinlich nur verschiedene Anschnitte desselben Kernes sind, wenngleich ich diese Auffassung nur auf Befunde an manchen Zellen stützen kann, während andere über die wahre Gestalt des Kernes auch bei Durchsicht der Serie kein sicheres und definitives Urteil zulassen.

Beim Übergang zum Imaginalring, wo auf dem Querschnitt durch alte Larvenzellen und durch junge Zellen des Imaginalringes gebildete Wandteile ineinandergreifen, treten ziemlich reichlich chromatolytisch zerfallende Kerne auf. Das Sarc färbt sich hier an der ganzen Oberfläche mehr gelblich. Der Imaginalring hat sich nicht verändert.

Die Entopleura zeigt jetzt am Vorderdarm ein recht buntes Aussehen. Zwischen die Körnchenkugeln, die teils intakten, teils degenerierenden Muskelfasern und verschiedenartigen Körnchen dringen von außen her noch freie Fettzellen ein, welche an ihrem leuchtend gelb gefärbten Inhalt leicht zu erkennen sind und das gleiche Aussehen haben wie die Zellen, welche sich noch im Verbande des Fettkörpers befinden.

Die Körnchenkugeln finden sich am spärlichsten am vordern Ende des Ösophagus und am reichlichsten vor dem Imaginalring. Sie enthalten größtenteils ausschließlich violett gefärbte Einschlüsse, daneben jedoch auch vereinzelte orangegelb gefärbte Körperchen. Diese letztern sowohl als auch violette Chondren findet man auch frei in der Leibeshöhle in den Lücken der Pleura. Da die Körnchenkugeln jetzt in alle Hohlräume der Umgebung der epithelialen Darmwand eingedrungen sind, liegen sie nicht nur an der Basis, sondern auch in den Lücken zwischen den Seitenwänden der Epithelzellen. Wo in diesen chromatolytische Kerndegenerationen stattfinden, scheinen die Chromatolyten in die Hämolymphe ausgestoßen und von den Phagocyten aufgenommen zu werden. Jedenfalls findet man nur hier Körnchenkugeln, welche ausschließlich oder teilweise chromatolytische Zerfallsprodukte enthalten.

Die Muskelfasern sind stellenweise schon ganz aufgelöst, und ihre Kerne liegen frei in einer lockern Körnchenmasse, ohne selbst Spuren der Auflösung erkennen zu lassen. Die peripherischen Fasern besitzen in der vordern Darmpartie noch ein deutlich erkennbares Sarcolemma und wohlerhaltene Kerne; doch scheint das Sarcolemma nicht mehr lückenlos zu schließen, und der Faserinhalt

ist aufgelöst, d. h. Fibrillen sind nirgends mehr zu erkennen. Die Anzahl der Muskelkerne erscheint stark vermindert, ohne daß chromatolytische Tröpfchen bemerkt würden, sei es, weil die Kernauflösung in anderer Form stattfindet, oder weil die Kerne sich in anderer Gestalt erhalten, wofür übrigens die vorliegenden Bilder nicht sprechen.

Weiter hinten ist die Muskulatur als solche kaum noch nachweisbar. Nur einige große Muskelkerne heben sich, meist von einem plasmatischen Hof umgeben, deutlich aus der Masse der Körnchenkugeln heraus. Nur in der Umgebung des Imaginalringes trifft man noch einige starke und intakte Fasern an, deren Inhalt gelb gefärbt ist und deutliche Fibrillen erkennen läßt. — An der hintern Vorderdarmgrenze finde ich einen mächtigen Ring von freien Zellen, welche, zum großen Teil noch wie früher polymorph, sich teilweise schon zu embryonalen Muskelfasern ausgezogen haben und deshalb mit Recht als Myoblasten zu bezeichnen sind. Sie scheinen dazu bestimmt zu sein, die aufgelöste larvale Muskulatur zu ersetzen. An manchen der neu entstandenen Fasern sind schon Fibrillen zu erkennen. Einen Durchbruch der Myoblasten durch die Darmwand, wie er bei der 2 Tage alten Puppe konstatiert werden konnte, bemerkte ich hier nicht. Auch Kernteilungsfiguren fehlen jetzt.

7. Puppe am 5. und 6. Tage.

Am 5. Tage ist das Querschnittsbild des Vorderdarmes sehr auffallend verändert, welches bisher den allgemeinen Typus der Fig. 11 im Epithel erkennen ließ. Die Veränderung beruht in Folgendem: 1. haben die Zellen ihre Hauptachse unter gleichzeitiger Verlängerung der Nebenachsen derart verkürzt, daß sie platt und niedriger als breit erscheinen; 2. sind basale Ausläufer nicht mehr oder nur ausnahmsweise entwickelt, und die Seitenwände der Zellen schließen fest gegeneinander ohne deutlich hervortretende Grenzen. 3. Die Kerne sind senkrecht zur Basalfäche plattgedrückt, von regelmäßiger Form, weit kleiner als früher, und ihr Chromatin zeigt eine mehr rotviolette Färbung und gleichmäßige Verteilung seiner zahlreichen und sehr kleinen Körnchen (Fig. 12).

Der Übergang zwischen dieser und der vorher beschriebenen Form wird durch ein Stadium vermittelt, welches mir nur von einer 6 Tage alten Puppe vorliegt, die also in einem Entwicklungszustande angetroffen wurde, welcher weiter vorgeschritten war als bei der

4 Tage alten Puppe und hinter dem Entwicklungsfortschritt der 5 Tage alten Puppe zurückstand. Solche individuellen, vielleicht auch vom Geschlecht der untersuchten Tiere abhängigen Verschiedenheiten in der Schnelligkeit der Entwicklung konnten mehrfach konstatiert werden.

Bei der 6 Tage alten Puppe zieht sich die Darmwand unabhängig von der schon sehr stark degenerierten Muskulatur erheblich zusammen, sodaß der Ösophagus jetzt im Querschnitt annähernd kreisförmig wird. Die Intima hebt sich vollständig von der Epitheloberfläche ab und füllt, in zahlreiche Falten gelegt, das enge Lumen aus. Die Epithelzellen besitzen an Stelle der Intima einen deutlichen dunklen Oberflächensaum und haben ihre Hauptachse erheblich verkürzt, zum größten Teil die basalen Ausläufer eingebüßt und schließen großenteils seitlich dicht aneinander. Stellenweise finden sich im Epithel Vacuolen, deren Durchmesser den der Epithelzellen stark übertreffen kann. Diese Vacuolen enthalten zuweilen netzförmig angeordnete Körnchen. Die Kerne haben beträchtlich an Ausdehnung verloren, ihr Chromatin ist blauviolett gefärbt und wenig regelmäßig; weiter hinten im Ösophagus aber auffallend dicht gelagert. Ihre Form ist regelmäßig, ziemlich stark gestreckt, sodaß ihre längste Achse senkrecht auf der Hauptachse der Zelle steht.

Am Ösophagus bemerkt man in der Umgebung des Epithels einen zweiten zelligen Ring, welcher sich aber aus stärker abgeplatteten Zellen in geringerer Anzahl aufbaut. Das Sarc seiner Zellen und das Aussehen seiner Kerne stimmt genau mit dem des Epithels überein, sodaß dieser übrigens sowohl in der Längs- als auch in der Querrichtung unterbrochene Ring sich aus Zellen des Epithels aufzubauen scheint, welche basalwärts rückend durch ihr Ausscheiden aus dem Epithel dessen Kontraktion ermöglicht haben und sich nun tangential um die Epithelbasis herumlegen. Da diese peripherische Schicht Kerne enthält, kann sie nicht allein aus den basalen Zellausläufern hervorgegangen sein.

Weil die Anzahl der Kerne auf einem Querschnitt jetzt gegen früher eine beträchtlich geringere ist, wird man annehmen können, daß Zellen aufgelöst worden sind. Für diese Auffassung sprechen die Befunde in der Pleura, deren Körnchenkugeln häufig mit Chromatolyten beladen sind und welche wir mit solchen Einschlüssen früher nur da antrafen, wo tatsächlich Kerndegenerationen im Epithel beobachtet wurden. Auch scheinen stellenweise Abstoßungen von plasmolytischen Produkten und Kernen stattzufinden, welche man

jetzt hier und da zwischen der Intima und der Epitheloberfläche antrifft.

Der Imaginalring zeigt sich wenig verändert. Da er sich nicht zusammengezogen hat, liegt seine Intima, wenngleich abgehoben, doch dem Epithel noch parallel und schließt eine rötlich gefärbte körnelige Masse ein, welche jedenfalls aus dem Mitteldarmlumen stammt.

Bei der 5 Tage alten Puppe sehen wir dann den Vorderdarm in der durch das eben beschriebene Stadium angedeuteten Richtung weiter entwickelt, sodaß die in Fig. 12 dargestellte Form zur Ausbildung kommt. Der Imaginalring (Fig. 13) zeigt hier insofern ein auffallendes Verhalten, als seine Zellen sich an ihrer Oberfläche vorwölben und stellenweise derart ausziehen, daß ein verdicktes Ende durch einen verschmälerten Hals mit der übrigen Zelle in Verbindung bleibt, sodaß sie im ganzen in ihrer Form an die Flaschenzellen erinnern, welche am vordern Mitteldarmende der Puppe am 1. Tage entwickelt sind. An der Basis hängen die Zellen, so dicht gedrängt sie auch stehen, nicht mit ihren Seitenwänden zusammen; infolgedessen dringen zuweilen in die Lücken Körnchenkugeln ein. Dies Verhalten wird dadurch möglich, daß die Zellen hoch und schlank sind und daher ihre Basen auf einem viel größern Kreis (im Querschnitt) liegen als ihre Oberflächen und hinreichend Raum zur Verfügung haben, um selbst noch an der Basis etwas anzuschwellen. Eine gemeinsame Basalmembran fehlt natürlich auch hier.

In der Pleura des vordern Abschnittes sind Muskelreste mit Sicherheit nicht mehr nachweisbar. Man findet zwar noch vielfach gewunden verlaufende Häutchen meist ohne deutlichen Zusammenhang, welche Sarcolemmaresten zu entsprechen scheinen, aber auch an Querschnitten, welche einen geschlossenen, wenn auch vielfach gefalteten Mantel noch erkennen lassen, fast oder vollkommen des Inhalts entbehren. Auch von den früher noch leicht erkennbaren Muskelkernen finde ich jetzt keine Spur mehr, wenn nicht die Einschlüsse vieler Körnchenkugeln, welche das Aussehen chromatolytischer Zerfallsprodukte haben, als letzte Reste der Kerne anzusehen sind, sowie sehr vereinzelte freie Kerne, welche dann aber an Größe stark eingebüßt haben müssen. — Die Anzahl der Körnchenkugeln hat sich beträchtlich vermehrt, und sie enthalten außer den eben erwähnten Einschlüssen violett oder rötlich gefärbte Körperchen. In die Pleura bis an die Basis des Darmepithels sind freie Fett-

zellen vorgedrungen, welche als solche leicht zu erkennen sind, wenngleich ihr Inhalt sich etwas verändert hat und nicht mehr so intensiv mit Pikrinsäure gefärbt wird. Im ganzen setzt sich also jetzt die Pleura (bei der 6 Tage alten Puppe) des vordern Abschnittes des Stomodäums aus folgenden, die Darmwand dicht umlagernden Elementen zusammen: den Fettzellen, Körnchenkugeln und jenen vielfach gewundenen Fäden, welche wahrscheinlich dem noch erhaltenen und dann im Gegensatz zu der Muscularis des Mitteldarmes zuletzt verschwindenden Sarcolemma entsprechen. Da übrigens am Mitteldarm die imaginale Muskulatur aus Resten der larvalen hervorgeht, also die Larvenmuscularis nicht vollständig aufgelöst wird, kann es nicht auffallen, daß die vollständige Auflösung der stomodäalen Muskelfasern auf anderm Wege geschieht. — In der Umgebung des frühern Kropfes ist die Muskulatur restlos verschwunden, indem auch die Sarcolemmata vollkommen aufgelöst sind. Gegen das Kropfende hin treten dann die ersten embryonalen Myoblasten auf, welche vom Imaginalring aus nach vorn wandern. Ihre Form ist hier besonders deutlich zu erkennen, weil sie nicht, wie weiter hinten, dicht gedrängt liegen, sondern meist noch durch weite Zwischenräume getrennt sind: wenigstens gilt dies für alle periphereisch d. h. außerhalb des Ringes der Körnchenkugeln und Fettzellen gelegenen, während an der Basis des Epithels schon eine Anlagerung der Myoblasten an diese verbunden mit einer Längsstreckung ihres Körpers stattgefunden hat. Die noch freien Myoblasten besitzen sphärische, spindelförmige oder amöboide Gestalt, ein dichtes rot gefärbtes Sarc und einen meist zentral gelegenen nicht auffallend chromatinreichen Kern.

Verfolgt man die Querschnittserie nach hinten, so bemerkt man, daß die Anzahl der Myoblasten beständig zunimmt und daß ihre Form sich ändert. Auch in der Umgebung des Imaginalringes ist die larvale Muscularis aufgelöst mit Ausnahme einiger starker Fasern, welche sich fast unverändert erhalten haben und welchen nur die Querstreifung fehlt. — Während die peripherischen Myoblasten des Imaginalringes ganz die Form der weiter vorn gelegenen bewahren, strecken sich die der Darmwand benachbarten in die Länge und gehen Verbindungen untereinander ein. Das Sarc nimmt eine mehr lockere körnelige Beschaffenheit an und färbt sich bei manchen Fasern schon gelb, während gleichzeitig eine fibrilläre Struktur zur Ausbildung kommt. Während auf frühern Stadien in der dichten Masse der Myoblasten Körnchenkugeln fehlen, sieht

man sie hier sehr vereinzelt in die Lückenräume eindringen. Vielfach gruppieren sich die Myoblasten in Form primitiver Fasern um ein bestimmtes Zentrum, welches ein Tracheenstamm, ein MALPIGHISCHES Gefäß oder auch eine Fettkörperzelle sein kann. — Auch hier ist an einer Stelle auf der Grenze zwischen dem Imaginalring und dem Mitteldarm das Epithel unterbrochen, und ein Teil der Myoblasten gelangt in das Darmlumen, wo er der Auflösung anheimfällt. Ich zweifle jedoch daran, daß man hierin ein normales Verhalten zu erblicken habe.

Bei der 5 Tage alten Puppe finde ich auch im ganzen vordern Bereich des Ösophagus keine Muskelreste mehr, welche als solche mit Sicherheit erkennbar wären. Auch das Sarcolemma der Fasern ist jetzt vollkommen aufgelöst. Auffallend ist, daß in der Umgebung des Imaginalringes sehr viel weniger Myoblasten angetroffen werden und diese sich auch auf die hintere Kropfpattie nicht fortsetzen. Hierdurch wird die früher ausgesprochene Vermutung bestätigt, daß das Auftreten der Myoblasten individuell verschieden, das heißt, an nicht konstante Zeitpunkte gebunden sei. — Die Fettkörperzellen sind infolge der Veränderungen, welche ihr Inhalt erfahren hat, nicht mehr deutlich von den Körnchenkugeln zu unterscheiden.

8. Rest der Puppenperiode.

Der vordere Abschnitt des Vorderdarmes macht während dieser Zeit in seinem Epithel, das nur bald etwas flacher, bald etwas höher erscheint und in dessen Kernen die Lagerung des Chromatins wenig wechselt, keine nennenswerten Veränderungen durch. In seiner Pleura verschwinden allmählich die Körnchenkugeln und werden durch Fettzellen ersetzt. Von einer neu angelegten Muscularis ist noch keine Spur vorhanden. Weiter hinten treten jedoch vereinzelt Myoblasten auf, welche regellos zwischen den Fettkörperzellen und Körnchenkugeln liegen. Die großen Fettzellen enthalten gelb oder violett gefärbte Einschlüsse. In der Umgebung des Imaginalringes liegen aus den Myoblasten hervorgegangene Muskelfasern von geringer Stärke mit großer Affinität zu Pikrinsäure, undeutlicher fibrillärer Differenzierung und vorwiegend peripherisch gelagerten Kernen. Das Gesagte gilt für die Puppen vom 7.—9. Tage.

Am 10. Tage sind die Körnchenkugeln fast ganz aus der Umgebung des Vorderdarmes verschwunden, und freie Fettzellen werden überhaupt nicht mehr angetroffen. Die Myoblasten haben eine zarte, noch nicht differenzierte und fuchsinophile Ringmuskellage zur Aus-

bildung gebracht. Die Kerne des Epithels, dessen Zellen höher und schmaler geworden sind, woraus eine Verengung des Darmlumens resultiert, sind im ganzen kleiner und blasser gefärbt als früher. Die Intima erscheint intensiv violett. In der Kropfpartie erfährt der Vorderdarm eine erhebliche Erweiterung, indem sich seine Zellen stark abplatteten. Gleichzeitig treten basophile körnelige Detritusmassen im Lumen des neuen Kropfes auf, welche dasselbe jedoch keineswegs ausfüllen. Eine regelmäßige Faltung der Kropfwand fehlt, die zarte Muskelpleura ist ebenso entwickelt wie im vordern Abschnitt. In der Umgebung der hintern Kropfpartie finden sich noch reichlich Fettzellen und Körnchenkugeln. Der Detritus des Lumens nimmt nach hinten an Masse zu. Nach dem Imaginalring zu verschmälert sich der Kropf und stülpt sich mit diesem etwas in den Mitteldarm ein. Im vordern Abschnitt des Mitteldarmes wurden während dieser Zeit wiederholt sich auflösende Myoblastenmassen gefunden.

Auffallend ist, daß bei den 11—16 Tage alten Puppen der Vorderdarm fast in demselben Zustande angetroffen wurde wie bei den Puppen vom 7.—9. Tage. Es erscheint demnach, als ob die Ausbildung des Kropfes, welche für die 10 Tage alte Puppe beschrieben wurde, anormal zustande gekommen wäre, um so mehr, als keine andere gleichaltrige Puppe das gleiche Verhalten zeigte.

Vom 16. Tage an sehen wir an Stelle der abgestoßen im Lumen liegenden, violett gefärbten Puppenintima eine deutliche definitive (imaginale) Intima auftreten, welche auf frühern Stadien schon vorgebildet, aber noch nicht chitinös ist. Im ganzen sind die Umbildungen, welchen der Vorderdarm vom 7. Tage der Puppenperiode ab unterliegt, nur gering, weshalb ich von einer Beschreibung der einzelnen Altersstufen absehe.

9. Vorderdarm der jungen Imago.

Am vordern Ende des Ösophagus wird die Epithelwand von ziemlich großen Zellen gebildet, welche oft ihre Oberflächen in das Lumen vorwölben, sodaß die sie bedeckende verhältnismäßig dünne, aber deutlich doppelt konturierte Intima Falten bildet, deren jede nur einer Zelle entspricht. Ebenso springt die Basalfläche jeder Zelle konvex nach außen vor, und es kommt nicht zur Ausbildung einer Basalmembran oder Grenzlamelle. Die unregelmäßigen etwa blasenförmigen Zellen lassen nur an ihrer gewölbten Basalfläche deutlich die Membran erkennen, welche an den Seitenflächen durch

eine dichtere fuchsinophile feinfädig-körnelige Beschaffenheit des Sarcis ersetzt oder verdeckt wird. Die mit Säurefuchsin färbbare Intima besitzt eine stärker färbbare Außen- und Innenschicht und läßt zwischen diesen beiden eine feine lamellöse oder mehr netzige Struktur erkennen. Fortsätze in Form von Zähnen oder Stacheln, wie sie bei der Larve vorkommen, fehlen ihr. Das Zellplasma ist von der Oberfläche nach der Basis von sehr feinen und verhältnismäßig wenigen Linien durchzogen, welche oft an der Basis seitlich abzubiegen scheinen, und enthält fuchsinophile Körnchen von verschiedener, jedoch stets nur geringer Größe in so lockerer Lagerung, daß die ganze Zelle namentlich an ihrer Oberfläche, wo die Körnchen viel spärlicher auftreten, bloß gefärbt erscheint. Die ziemlich großen Kerne besitzen eine deutliche Membran, welche auch dann mit reihenweise angeordneten Nucleochondrien innen belegt zu sein pflegt, wenn die Hauptmasse des Chromatins, wie häufig beobachtet wird, sich im Zentrum des Kernraumes ansammelt, in welchem Falle dann der peripherische Kernraum leer erscheint. Die Chromatinkörnchen sind entweder ungleichgroß und unregelmäßig verteilt oder zu Gruppen anscheinend gleichgroßer Körnchen vereinigt.

Etwas weiter vom vordern Ende des Ösophagus entfernt (Fig. 14) nimmt die Wand eine veränderte Beschaffenheit an, indem die typische Vierlappigkeit des Stomodäums durch deutliche Längsfaltenbildung zum Ausdruck kommt und die Zellen sich in der Richtung der Hauptachse stärker strecken, übrigens aber ebenfalls unregelmäßige Gestalten haben, sich an der Basis in der Regel konvex vorwölben und deutlichere Seitenwände erkennen lassen. Namentlich an der Oberfläche, direkt von der Intima ausgehend, werden auf eine kurze Strecke dicht parallel verlaufende Linien bemerkt, die jedoch bald unter der Körnelung des Sarcis undeutlich werden. Der allgemeine Bau des Sarcis ist hier ebenso wie in den vordersten Darmpartien. Die großen Kerne enthalten verhältnismäßig wenige ungleichmäßig und häufig gruppenweise angeordnete Nucleochondrien. Die Intima ist hier schwächer entwickelt und zeigt die Schichtung weniger deutlich.

Noch weiter hinten wird das Epithel platter, Zellen und Kerne haben eine geringere Größe, und der vierlappige Bau verliert sich wieder in einer mehr unregelmäßig und sehr schwachen Längsfaltenbildung. Die Intima zeigt eine von dieser unabhängige feine Fältelung. Dasselbe gilt für den hintern Abschnitt des Vorderdarmes, welcher den Charakter eines Kropfes besitzt und bei der

alten Puppe und auch noch bei der jungen Imago mit einem dichten, körneligen, rötlich gefärbten Detritus vollkommen ausgefüllt und daher stark ausgedehnt ist. Die feine Fältelung der Intima wird hier nicht mehr beobachtet, während die Zellen der epithelialen Wand nur durch die stärkere Abplattung verändert, im übrigen aber von wesentlich demselben Bau erscheinen wie im ganzen Vorderdarm.

Nach dem Imaginalring zu verengt sich das Lumen wieder stark, und die Zellen nehmen an Höhe zu, ihre Kerne an Chromatinreichtum, und man findet an manchen Stellen noch dieselben Bilder wie bei der jüngern Puppe, wo scheinbar in einer Zelle mehrere Kerne liegen. An der hintern Grenze wird dann das Epithel reich an Ringfalten, die Zellen nehmen cylindrische Gestalt an und enthalten kleine elliptische Kerne. Die Muscularis ist in der Umgebung dieses Endabschnittes stärker entwickelt, welcher bei meinen Präparaten stets mit dem Mitteldarm in weiter Kommunikation stand.

Die Muskulatur ist wie der gesamte Vorderdarm bei der Imago weit schwächer entwickelt als bei der Larve und schon bei der alten Puppe quergestreift und vollständig im Imaginalzustand. Bei einer Puppe am 20. Tage fand ich in der Umgebung des Imaginalringes noch eine größere Anzahl von Zellen, welche vollkommen den nicht differenzierten Myoblasten glichen und nach meiner Auffassung nichts anderes sein können als Reste der Muskelbildungszellen, welche sich nicht zu Myen differenziert haben. Sie fehlen bei der Imago. Auffallend ist, daß bei manchen alten Puppen sowie bei allen von mir untersuchten Imagines die von den Myoblasten stammende Ringmuskellage am Ende des Vorderdarmes keine besonders starke Entwicklung zeigt, während bei vielen alten Puppen eine mächtig entwickelte Ringmuskellage zur Ausbildung kommt. Inwiefern diese Verschiedenheit möglicherweise mit dem Geschlecht der Tiere zusammenhängt, konnte ich leider nicht ermitteln, weil ich vor Jahren, als ich das Material zu der vorliegenden Arbeit sammelte, noch nicht übersah, daß der histologische Aufbau auch des Darmes bei dem Dimorphismus der Geschlechter ein sehr bemerkbarer sein könne, und die herauspräparierten Därme männlicher und weiblicher Tiere nicht sonderte. Möglich bleibt natürlich auch, daß es sich nicht um geschlechtliche, sondern um individuelle Unterschiede handelt.

Die Muscularis des gesamten Vorderdarmes baut sich also (im Gegensatz zu *Cybister*) aus embryonalen Myoblasten auf, nachdem

die larvalen Muskelfasern unter gleichzeitigem Auftreten von Körnchenkugeln vollkommen aufgelöst worden sind. Nur einige stärkere Fasern des hintern Endes machen möglicherweise eine Ausnahme und erfahren nur eine Umbildung. Die Myoblasten stammen nicht von den larvalen Myen ab.

Zusammenfassung.

1. Epithel. •

Der Vorderdarm der Larve ist dem der Puppe gegenüber sowohl durch das erhebliche Überwiegen seiner Länge als auch namentlich seines Querdurchmessers ausgezeichnet. Die Umbildung des Larvendarmes zum Puppendarm beginnt nach der letzten Defäkation der Larve damit, daß das Sarc der Epithelzellen zunächst des Ösophagus eine veränderte Beschaffenheit gewinnt (cf. Text und Fig. 4) und der ganze Vorderdarm, wie es scheint, durch Muskeldruck komprimiert wird, sodaß eine erhebliche Reduktion des Lumens namentlich am Kropf stattfindet und eine Lockerung der Intima vorbereitet wird. Die definitive Ablösung der Intima beginnt erst später, jedoch noch während die Larve mit der Herstellung des Kokons beschäftigt ist, und zwar zuerst im Kropfabschnitt und erst 8—10 Stunden nach dem Beginn des Spinnens im Ösophagus. Damit geht eine weitere Veränderung der Epithelzellen Hand in Hand, welche früher ausführlich beschrieben wurde, und auch die Intima erfährt eine Veränderung ihrer Konstitution. Zwischen Epithel und Intima treten körnelige Massen auf, welche vom Epithel stammen und auf deren Bildung großenteils die Reduktion der Größe der Epithelzellen beruht. Diese Massen dürften das Herausgleiten der Intima ohne Verletzung des Epithels bei der Häutung zur Puppe ermöglichen oder doch unterstützen.

Ungefähr 6 Stunden nach dem Anfang des Spinnens beginnt eine Proliferation der Zellen des Imaginalringes, welche jedoch nur zu einer geringen Vergrößerung dieses Abschnittes führt und keine Zellemissionen in die davor gelegenen Teile des Vorderdarmes zur Folge hat. Doch ist es nicht ausgeschlossen, daß der durch die Proliferation und die Verkürzung des ganzen Vorderdarmes bedingte im Epithel herrschende Raummangel zur Verschmelzung benachbarter Zellen führt, welche dann mehrere Kerne enthalten, obwohl in andern Stadien und Partien des Vorderdarmes der Kern nur ver-

zweigt oder eingeschnürt, dann mehrfach angeschnitten ist und die Vielkernigkeit der Zelle vortäuschen kann. Nachdem sich die Intima gelöst hat, was nicht plötzlich, sondern allmählich und ohne Einwirkung der Muskulatur erfolgt und 24 Stunden nach dem Beginn des Spinnens vollkommen geschehen ist (Fig. 5), und nachdem mit ihr das formerhaltende Element aus dem Vorderdarm ausgeschaltet ist, gleichen sich die Epithelfalten aus, und es kommt zur Ausbildung eines glattwandigen Epithelschlauches mit nahezu ringförmigem Querschnitt, welcher bei der Larve 36 Stunden nach dem Beginn des Spinnens beobachtet wird. Der in den Mitteldarm der fressenden Larve eingestülpte Teil des Kropfes verschwindet derart, daß die Zellen sich von der Intima zurückziehen, womit gleichzeitig diese ganze Falte (Textfig., *x*) als solche zum Fortfall kommt, während ihr Zellenmaterial sich erhält. An dem der Intima entkleideten Epithel tritt an der Oberfläche eine dunkel färbbare Grenzschiicht auf, welcher eine innere Körnerreihe (Fig. 6 *ir*, *ar*) unterliegt. Da hier später die neue Intima (Puppenintima) entsteht, wird man die Grenzschiicht und Körnerreihe als deren erste Anlage in Anspruch nehmen dürfen. Während der Zeit, in welcher eine eigentliche chitinöse Intima fehlt, tritt an der Basis des Epithels eine faltenreiche Grenzschiicht (Basalmembran?) auf (Fig. 6 *Gl*), welche das Epithel jedenfalls an Stelle der Intima stützt und in seinem unvollendeten Zustande gegen Einwirkungen von seiten der umliegenden Gewebe schützt, um gegen das Ende der Larvenperiode wieder aufgelöst zu werden, während die Puppenintima zur Entwicklung kommt.

Am ersten Tage der Puppenperiode, an welchem die Larvenintima mit der Häutung aus dem Vorderdarm entfernt ist, womit eine weitere Reduktion des Darmlumens stattfindet, hat das Puppenepithel seine vollständige Entwicklung erfahren. Es ist und bleibt mit dem Larvenepithel identisch insofern, als dieses nicht degeneriert und nicht durch ein neues ersetzt wird, sondern seine Zellen sich erhalten, wenngleich sie eine Umbildung erfahren, die sich auf den ganzen Vorderdarm erstreckt, wobei jedoch als einziger in toto abgestoßener und neu gebildeter Teil die Intima in Frage kommt. — Die Unterscheidung der verschiedenen Abschnitte des larvalen Vorderdarmes bleibt auch bei der Puppe zunächst noch möglich, doch verwischen sich die Unterschiede mehr und mehr und treten mit der Ausbildung der überall glatten Puppenintima nicht mehr so scharf hervor wie bei der Larve. Bemerkenswert ist die eigen-

tümliche Form, welche die Zellen des Kropfes am ersten Tage der Puppenperiode haben (Fig. 10, 11) und welche dem Puppenepithel dem Larvenepithel gegenüber eigentümlich ist. Obgleich nun eine Reduktion der Größe der Zellen stattgefunden hat, steht diese doch nicht in vollkommen ausgleichendem Verhältnis zu der Verkürzung der Längsachse und des Querdurchmessers des Vorderdarmes, sodaß eine Verringerung des Zellenmaterials durch Degeneration der überschüssigen Zellen erzielt wird.

Am dritten Tage der Puppenperiode erfolgt mit der beginnenden Abstoßung der Puppenintima die Ausbildung des imaginalen Vorderdarmes. Wie der larvale, so unterscheidet sich auch der imaginale Vorderdarm von dem der Puppe, und wie bei *Cybister* findet hier eine Veränderung des Darmes unter Abstoßung der Intima sowohl bei dem Übergang der Larve in die Puppe als auch bei der Häutung der Puppe zur Imago statt, während diese vollständige Parallele im Mitteldarm auffallenderweise nicht konstatiert werden kann, es sich bei ihm also um ein sekundäres, ein cänogenetisches Verhalten handelt, während im Vorderdarm die primären Verhältnisse bestehen bleiben. — Die imaginale Intima wird ebenfalls durch eine Differenzierung der Epitheloberfläche vorgebildet, welche nicht chitinös ist, sich aber anders verhält als bei der Ausbildung der Puppenintima. Da der imaginale Darm dem der Puppe gegenüber abermals eine Reduktion erfährt, werden Zellen unter Degeneration ihrer Kerne aufgelöst. Am 5. Tage der Puppenperiode sehen wir dann (Fig. 12) das junge imaginale Epithel schon in dem Zustande, welcher es von dem der Puppe (Fig. 9, 10, 11) erkennbar unterscheidet und zu der definitiven Form (Fig. 14) überführt, welche man bei dem jungen Schmetterling vorfindet. Die unregelmäßige Anordnung der Imaginalringzellen wird, ohne daß eine weitere Proliferation stattfindet, bei der Imago zu einer regelmäßigen. Die definitive chitinöse Imaginalintima wird vom 16. Tage an deutlich.

2. Pleura.

Ungefähr 6 Stunden nach dem Beginn des Spinnens treten in der Pleura amöboide Zellen auf, während schon vorher beobachtete freie Zellen einer schnellen Degeneration anheimfallen (Fig. 4). Bis zum 2. Tage der Puppenperiode sind die Veränderungen, welche die Muskulatur betreffen, nur geringe, und im wesentlichen ist es die Querstreifung, welche geschwunden ist. Körnchenkugeln fehlen noch, und die Anzahl der in der Pleura auftretenden freien Zellen

ist nicht erheblich gestiegen. Dagegen treten freie polymorphe Zellen in der Umgebung des Imaginalringes auf, welche schon früher am hintern Imaginalringe (Fig. 33, 34 *my*) angetroffen werden, so daß eine Einwanderung von diesem aus nach dem Vorderdarm nicht ausgeschlossen erscheint. Diese Zellen erweisen sich als Myoblasten, welche die aufgelöste larvale Muskulatur später ersetzen (zum Teil aber — es bleibt zweifelhaft, ob normalerweise und bei allen Objekten — durch einen Riß an der Grenze zwischen dem Vorder- und Mitteldarm in das Innere des letzteren gelangen und sich hier auflösen.) Am dritten Tage der Puppenperiode treten in der Pleura die ersten spärlichen Körnchenkugeln auf, welche von außen her zwischen die Muskelfasern einzuwandern scheinen, am Imaginalring aber in weit stärkerer Häufung angetroffen werden. Als kleine Wanderzellen zuerst bemerkbar, werden sie erst zwischen den Muskelfasern zu Körnchenkugeln. Gleichzeitig mit dem Auftreten dieser Zellen werden die Degenerationerscheinungen an den schon früher nicht mehr quergestreiften, mit Säurefuchsin färbbaren und stark kontrahierten Fasern sehr viel deutlicher. In ihrem Innern treten Körnchen auf, welche auf plasmolytische Vorgänge hindeuten, auch außerhalb der Fasern gefunden werden und den Einschlüssen der Körnchenkugeln auffallend gleichen. Die Muskulatur zerfällt nicht in Sarcolyten (besser Myolyten), sondern löst sich unter Produktion von Zerfallstoffen auf, welche allem Anschein nach von den Körnchenkugeln aufgenommen werden. Am 4. Tage der Puppenperiode dringen freie Fettzellen in die Pleura ein, die Anzahl der Körnchenkugeln vermehrt sich, und sie dringen bis zur Epithelbasis vor, während die Muskelfasern schon bis auf geringe Reste verschwunden sind, und die Myoblasten beginnen sich zu Fasern auszubilden. Wie die Körnchenkugeln zuerst am Imaginalring auftreten, so findet man die ersten aus den Myoblasten hervorgegangenen Fasern ebenfalls in der Umgebung dieses Darmabschnittes. Am 5. und 6. Tage wird dann die Auflösung der larvalen Muskulatur vollendet, von welcher sich (von wenigen zweifelhaften Fasern abgesehen) keine Reste erhalten (im Gegensatz zum Mitteldarme). Auch die Muskelkerne gehen zugrunde. Die Myoblasten wandern vorwärts und bilden die Imaginalmuskulatur am spätesten am vordern Ende des Stomodäums. Vom 7. bis 9. Tage nimmt die Anzahl der Körnchenkugeln kontinuierlich ab, und an ihre Stelle treten Fettzellen, welche am 10. Tage vermißt werden, während sich wenige Körnchenkugeln noch erhalten. In den Fasern des hintern Endes treten die ersten Fibrillen auf.

Indem dann während der letzten Puppentage die schwache imaginale Muskulatur im ganzen Vorderarme zur Ausbildung kommt, verschwinden die Körnchenkugeln rasch vollständig. Bei der alten Puppe trägt die Pleura schon durchaus imaginalen Charakter. — Wir sahen also, daß die larvale Muskulatur vollständig aufgelöst und durch embryonale Myoblasten ersetzt wird, welche nicht als Reste der larvalen Muskulatur sich erhalten, sondern allem Anschein nach entweder aus der Pleura des Enddarmes stammen oder aus mesodermalen indifferenten Zellen der Imaginalringpleura hervorgehen.

B. Mitteldarm.

1. Erwachsene fressende Larve.

Das Mitteldarmepithel der Larve gewährt je nach dem Funktionszustand, in welchem sich seine Zellen befinden, einen recht verschiedenen Anblick. Ich beginne mit der Beschreibung des Epithels kurz vor dem Beginn der Secretionsphase, wie man es bei einer Larve beobachten kann, welche während der Nahrungsaufnahme konserviert wurde. Stellenweise hat dann im Mitteldarm bereits eine schwache Secretausstoßung begonnen, doch zeigt die Darmwand noch vorwiegend den Charakter der Fig. 15.

Der Mitteldarm läßt in seiner ganzen Länge eine reiche, aber nicht sehr starke Querfaltung erkennen, welcher die Basalmembran in ihrem Laufe folgt und der gegenüber die Längsfaltenbildung fast verschwindet. Da die Falten ziemlich dicht stehen, gelangen im allgemeinen die Zellen der innern Faltenwände zu reichlicherer und deutlicherer Entfaltung als die der äußern, welche sich gegenseitig in ihrer vollen Entwicklung beeinträchtigen. Daher kommt die charakteristische Kolbenform der Zellen an den innern Faltenwänden am deutlichsten zur Ausbildung. Die breite, konvex gegen das Lumen vorspringende Oberfläche trägt einen deutlichen Stäbchensaum, dessen blaßrötlich (Säurefuchsin) gefärbte Elemente von einer dunklern Grenzlinie der Zelloberfläche ausgehen; diese Linie scheint sich bei manchen Objekten unter Anwendung stärkster Vergrößerungen in eine Körnchenreihe aufzulösen. In der Regel aber sind diese Körnchen, falls es sich tatsächlich um solche handeln sollte, so eng aneinander gereiht, daß sie im ganzen eine nicht weiter auflösbare Linie darstellen. Daß jedes Körnchen als Basal-

korn einem Stäbchen des Stiftchensaumes zugehöre, läßt sich nicht außer jedem Zweifel stellen, wenn auch vermuten. Nicht selten sind die Stäbchen distal miteinander verklebt, sodaß eine der Körnerreihe parallele innere Linie in Erscheinung tritt.

Das Cytoplasma läßt eine deutliche und durchaus gleichartige Struktur erkennen. Von der stark verschmälerten Zellbasis bis zur Oberfläche verlaufen feine Fäden, welche namentlich nahe der Oberfläche aus Körnchenreihen zu bestehen scheinen. Basalwärts liegen sie dichter gedrängt und Körnchen sind nicht mehr zu unterscheiden. In der Umgebung des Kerns, namentlich aber in einer zwischen ihm und der Zelloberfläche gelegenen Zone finden sich regelmäßig stark mit Säurefuchsin färbbare größere Chondren, welche während der Secretion eine Veränderung erfahren und in die von der Oberfläche sich lösenden Secrettropfen übergehen. Hier und da bemerkt man stets mehr basalwärts gelegene Vacuolen mit blassem gelblichem oder ungefärbtem Inhalt, welcher geronnener Flüssigkeit gleicht. Man wäre zuweilen versucht, die zwischen zwei Zellen gelegenen Vacuolen als Intercellularlücken aufzufassen; da sich aber für viele von ihnen die intracelluläre Lage sicher nachweisen läßt, wird man sie auch für diejenigen annehmen müssen, bei welchen dieser Nachweis nicht gelingt, zumal ihr Inhalt eine Unterscheidung nicht ermöglicht. Ob es sich in dieser Inhaltsmasse um resorbierte Nahrung handelt, ist an der Hand meines Materials nicht zu entscheiden. In der Umgebung der Vacuolen sind Plasmastränge und in diesen der meist basalwärts gedrängte Kern nachweisbar. Ich betrachte den Inhalt der Vacuolen als Secret, welches bei reichlicher Entwicklung die Zellwände so stark ausdehnt, daß ihr Nachweis unter Umständen nur noch schwer gelingt. Es ist nicht zu bezweifeln, daß dieses Secret nicht mit jenem indentisch sei, welches als Produkt der acidophilen Körnchen in Form kugliger Ballen von der Zelloberfläche abgestoßen wird. Es gewinnt demnach den Anschein, als liege ein dimorphes, aus zwei morphologisch und physiologisch verschiedenen Zellarten aufgebautes Epithel vor. Ich komme hierauf noch zurück.

Die Kerne zeigen insofern ein auffallendes Verhalten, als ihre Nucleochondren sich im Centrum stark häufen, dagegen den peripherischen Kernraum ganz oder fast ganz frei lassen. Da diese Anordnung des Nucleins während der Secretion nicht mehr beobachtet wird, steht sie jedenfalls mit den Vorgängen in Zusammenhang, welche in der Zelle der Secretausscheidung vorausgehen.

Ähnliche Beziehungen zwischen dem Aussehen des Kerns und der Secretionsphase des Sarcos werden wir weiterhin noch kennen lernen.

An der Basis der Epithelzellen liegen ziemlich zerstreut und nie in größerer Häufung kleine Kerne, welche das Verhalten der übrigen Epithelkerne nicht zeigen und deren zugehöriger Cytoplasmaleib häufig nicht deutlich von den benachbarten Zellen abgegrenzt ist. Sie repräsentieren die Bildungszellen für das Puppenepithel und treten später an die Stelle des abgestoßenen Larvenepithels. Doch scheint es, als ob nicht alle diese basalen Zellen notwendig bis zur Ausbildung des Puppenepithels untätig bleiben müßten, da ein kontinuierlicher Ersatz einzelner abgestoßener Epithelzellen noch während der Larvenperiode stattfinden dürfte. Vor dem Beginn der Secretion wird eine Abstoßung einzelner Zellen in das Darm-lumen nicht beobachtet.

Die Basalmembran ist äußerst zart, aber sicher nachweisbar und namentlich an den Stellen deutlich, wo sie in den äußern Falten-zwischenräumen ein unregelmäßiges Netzwerk bildet, welchem hier und da Kerne anliegen. Falls diese Membran, was entwicklungsgeschichtlich nachzuweisen wäre, von mesodermalen Zellen abstammt, würde sie zum Unterschiede von echten Basalmembranen epithelialen Ursprungs besser als Grenzlamelle zu bezeichnen sein. Eine kernhaltige bindegewebige Schicht zwischen Muscularis und Basalmembran, welche am Mitteldarm der Puppe (Fig. 21 *GL*) auftritt, fehlt.

Die Muskulatur des Mitteldarmes ist nur schwach entwickelt und besteht aus innern Ring- und äußern Längsfasern, zwischen welchen sehr weite Maschen frei bleiben. Die quergestreiften Fasern zeigen keine auffallenden Eigentümlichkeiten.

Während der Secretausscheidung nehmen die Zellen ein anderes Aussehen an (Fig. 16). Der Stäbchensaum verschwindet entweder, weil die austretenden Secrettröpfchen ihn von der Zelloberfläche abheben, wobei er möglicherweise eine Umformung erfährt, welche zur Ausbildung eines die Secretkugeln noch längere Zeit umhüllenden Häutchens führt; wenigstens setzt sich diese Hülle mit ihrem äußern und innern Kontur in die entsprechenden Konturen des Stiftchensaumes benachbarter Zellen fort; oder wahrscheinlicher, weil das Secret, zwischen den Stiftchen austretend, diese verdeckt, sich nach dem Austritt jedoch mit einer sekundären Hülle umgibt; diese homogene Hülle ist vielleicht ganz ähnlicher Natur, wie die zusammenhängende membranöse Hülle, welche die in den Mitteldarm

aufgenommene Nahrung ein- und gegen das Epithel abschließt (*Membrane péritrophique*). Die somit vorausgesetzte Persistenz des Stäbchensaumes läßt sich jedoch mit Sicherheit nicht nachweisen, weil die Stäbchen, vom austretenden Secret umgeben und verdeckt, sich der Beobachtung entziehen. Jedenfalls aber scheint sofort nach der Ablösung einer Secretkugel der Stäbchensaum wieder vorhanden zu sein, denn man findet ihn an allen Zellen, welche reifes Secret nicht ausstoßen, im übrigen aber den früher beschriebenen, ruhenden Zellen gegenüber das Aussehen secernierender Zellen erkennen lassen.

Die Struktur des Cytoplasmas ist nur an den vacuolenfreien Zellen und auch an diesen nur schwer zu ermitteln. Es färbt sich sehr stark infolge der Anwesenheit zahlreicher Körnchen, welche die Längsfäden fast ganz verdecken; doch sind letztere namentlich in der verschmälerten basalen Hälfte oft sicher nachzuweisen. Die großen Körnchen, welche vor der Secretion eine bestimmte Zone am Kern einnahmen, fehlen jetzt vollständig, sodaß man in ihnen Speicherkörner vermuten könnte, welche Substanzen zur Herstellung des Secrets enthalten.

Der Kern, welcher häufig durch die Vacuolen aus seiner ursprünglichen Lage gedrängt wird und durch diese auch in seiner Form beeinflußt werden kann, zeigt während der secernierenden Tätigkeit des Epithels in allen Zellen insofern ein anderes Verhalten, als das Nuclein den Kernraum ziemlich gleichmäßig ausfüllt, also jene früher erwähnte zentrale Anhäufung nicht mehr besteht.

Bemerkenswert ist, daß gleichzeitig mit der Secretion eine Abstoßung vereinzelter Epithelzellen in das Darmlumen stattfindet; sie runden sich allmählich ab, ihr Sarc sowie der Kern haben eine starke Reduktion ihres Umfanges erfahren, welche aber nicht erst nach ihrer Loslösung aus dem epithelialen Verbande, sondern noch innerhalb des letztern erfolgt. Sie werden, weil sie in größerer Anzahl ausgestoßen, den Bestand des Epithels an tätigen Zellen herabsetzen, wahrscheinlich durch Regenerationszellen ersetzt, deren Anzahl im secernierenden Epithel größer erscheint als früher. Kernteilungen wurden allerdings nicht beobachtet. Bei der Natur der Regenerationszellen aber als in der Entwicklung zurückgehaltener, vorläufig überschüssiger Elemente wird man annehmen können, daß sie zu funktionierenden Epithelzellen werden, sobald ihnen durch das Auftreten von Lücken infolge der Ausstoßung einzelner Zellen die Gelegenheit dazu geboten wird, d. h. das Bedürfnis nach diesem Ersatz vorhanden ist. — Die abgestoßenen Zellen nehmen Kugelform

an, haben ungefähr die Durchschnittsgröße der Sekretkugeln, unterscheiden sich von diesen aber durch den Besitz eines Kernes, welcher Spuren der Degeneration erkennen läßt, und durch die starke Färbbarkeit des Cytoplasmas mit Säurefuchsin. Von dem Linom ist an ihnen nichts mehr zu erkennen. Sie werden bei der Defäkation aus dem Darms entfernt.

Hinsichtlich der Zusammensetzung des Epithels sind auf Grund der beiden beschriebenen Zustände zwei Auffassungen möglich. Entweder sind die kolbenförmigen und die mehr eiförmigen Zellen (cf. Fig. 15) konstante differente Bestandteile des dann dimorphen Epithels, oder die morphologisch verschieden erscheinenden Zellen repräsentieren nur zwei verschiedene Phasen der Secretion (oder dieser und der Resorption) bei derselben Zellart, das Epithel ist also homomorph. In den eiförmigen Zellen liegen die (Secret-)Vacuolen bald an der Basis, bald an der Oberfläche, bald füllen sie die Zelle fast vollständig aus, den Kern an irgend eine Stelle der Peripherie, vorzugsweise an die Basis drängend. Intracytär erscheint der Vacuoleninhalt bald fast unfärbbar (Säurefuchsin, Pikrinsäure, Hämatoxylin), bald blaßrötlich, schwach violett oder gelblich und sehr feinkörnig, fast homogen. Der Austritt der Flüssigkeit in einer dieser Formen konnte nicht beobachtet werden. Entweder behält es (als Secret) seine flüssige fast homogene Beschaffenheit auch im Darmlumen bei, wo es nicht mehr von den sich auflösenden Secretkörnern der Sekretkugeln unterschieden werden kann, oder es findet ein Aufquellen bei der Entleerung statt, welches ebenfalls zur Bildung von Sekretkugeln führt. Die vacuolenhaltigen Zellen sind zunächst noch stets eiförmig und das Secret ist schon vor dem Eintritt in die Entleerungsphase nachweisbar, zuerst wohl immer an der Basis. Die Kolbenzellen haben dagegen die früher schon beschriebene Gestalt und enthalten keine Vacuolen, dagegen in der Nähe des Kernes die großen Chondren, welche während der Sekretkugelbildung verschwinden. Vorausgesetzt, der fast homogene Inhalt der Vacuolen sei ein Secret (und nicht, was sich nicht entscheiden läßt, resorbierte Nahrung) und entstehe ebenso ausschließlich in bestimmten Zellen wie das körnelige, so würden wir das Epithel als dimorph zu bezeichnen haben.

Zugunsten der Homomorphie des Epithels läßt sich Folgendes anführen: Es finden sich insofern Zwischenstufen zwischen beiden Zellarten, als bei schwacher Entwicklung der Vacuole an der Basis in derselben Zelle an der Oberfläche ebenfalls Chondren vorkommen,

wie in den keulenförmigen Zellen. Ich bin der Ansicht, daß es sich um ein homomorphes Epithel handelt, dessen Zellen sukzessive in zwei verschiedene Funktionsphasen eintreten. Dabei lasse ich unentschieden, ob es sich um die Ausbildung zweier verschiedener Secrete in derselben Zelle zu verschiedenen Zeiten handelt oder ob das Vorhandensein der Vacuolen den Resorptionszustand der Zelle darstellt. Sicher ist nur so viel, daß im Sarc niemals die Secretkörnchen nachweisbar sind, wenn die Zelle eine sie stark erfüllende Vacuole enthält. Ferner schließt das Sarc der typisch kolbenförmigen Zellen anfangs nie anderes als körneliges Secret ein, und dieses tritt an der Oberfläche der Zellen deutlich erkennbar in Form der Secretkugeln aus. Für die Auffassung, daß es sich in dem larvalen Mitteldarmepithel um eine homomorphe Bildung handelt, sind mir in erster Linie die Stadien beweisend geworden, welche auf die Ausscheidung der Secretkugeln folgen und mit welchen die Secretion vorläufig abschließt. Dies Stadium (Fig. 17) konnte im Vergleich mit den schon beschriebenen sicher als das letzte einer Secretionsphase erkannt werden; es lehrt, daß dieselben Zellen nacheinander in zwei verschiedene Zustände geraten: zuerst liefern sie die mit Körnchen erfüllten Secretkugeln; darauf entwickeln sie die Vacuolen mit ihrem fast homogenen, schwach oder gar nicht gefärbten Inhalt, unter dessen Ausbildung die Zellen bei geeigneter Lage im Epithel die mehr eiförmige Gestalt annehmen. Dabei lasse ich übrigens die Möglichkeit offen, daß manche Zellen gar nicht sukzessive in beide Zustände gelangen, weil während der zweiten Funktionsphase (Resorptionsphase?) die Gestalt der Zelle durch den Vacuoleninhalt sehr erheblich beeinflußt wird, welcher scheinbar oft mehr Raum beansprucht, als die kolbenförmigen Zellen zu gewähren vermögen. Für die erste (sicher secretorische) Funktion scheinen die Zellen der einspringenden Falten, für die zweite (secretorische oder resorbierende) dagegen die Zellen der übrigen Darmwand günstiger situiert zu sein.

Das eben erwähnte letzte Stadium der Funktionszustände einer Zelle wird durch Fig. 17 zur Anschauung gebracht. An keiner Zelle sind jetzt mehr die Secretkörnchen der ersten Phase (Fig. 15) und ebensowenig die austretenden Secretkugeln der zweiten Phase (Fig. 16) zu beobachten. Das zuerst gebildete Secret ist demnach verausgabt, das Ineinandergreifen der zweiten und dritten Phase in demselben Epithel hat sich dahin geändert, daß jetzt nur noch Vacuolen gebildet sind. Daß diese letztern tatsächlich jetzt auch

in denselben Zellen gebildet werden, von welchen sich während des zweiten Stadiums (Fig. 16) die Sekretkugeln ablösen, zeigen am deutlichsten die Zellen der einspringenden Falten, welche durch den Inhalt ihrer Vacuolen nicht eiförmig aufgetrieben werden, sondern ihre keulenförmige Gestalt beibehalten und hauptsächlich in ihrer distalen Hälfte große Vacuolen zur Entwicklung bringen (Fig. 17). Während dieser Zeit zeigt der Stäbchensaum Veränderungen und kann nur an ruhenden Zellen noch deutlich erkannt werden. An der Oberfläche der übrigen aber nimmt er die Form hyaliner, schleierartiger Fetzen an, welche auf teilweise Kontinuitätstrennung des Saumes und Verklebung der Stäbchen untereinander hindeuten. Der jetzt schwach oder kaum färbbare Inhalt der Vacuolen, von welchem die Einwirkung der Reagentien wohl nur Reste im Sarc zurückgelassen hat, färbt sich bei der spätern Degeneration des Larvenepithels sehr intensiv mit Pikrinsäure und bleibt lange erhalten. — Die Kerne liegen seitlich oder an der Basis der Vacuolen oder sind durch ein zartes plasmatisches Fadenwerk in der Vacuole suspendiert. Sie haben, entsprechend der Funktionsphase, in welcher sich das Epithel jetzt befindet, auch wieder ein anderes Aussehen gewonnen (Fig. 17), welches namentlich durch die vorwiegend periphere Lagerung des Chromatins charakterisiert ist. Es zeigt sich also in allen physiologisch verschiedenen Zuständen eine Anteilnahme des Kerns an den Lebensvorgängen des Sarcs, welche mit hinlänglicher Deutlichkeit sich aus seinem morphologischen Verhalten ergibt.

2. Larve nach der letzten Defäkation.

Auf diesem Stadium erscheint der Mitteldarm im ganzen weniger voluminös, ein Verhalten, das nicht allein auf Muskelkontraktion, sondern auch auf das vollständige Fehlen jeden Darminhaltes zurückzuführen ist. Die Epithelzellen sind sehr regelmäßig angeordnet und zeigen im wesentlichen dasselbe Aussehen wie in Fig. 15, nur fehlt die Körnchenzone entweder ganz oder enthält doch weniger und namentlich kleinere Chondren. Die Secretion ruht, d. h. es werden keine Sekretkugeln mehr ausgestoßen, während Vacuolen noch erhalten sind und in den Zellen noch nach der Abstoßung des Larvenepithels in großer Anzahl anzutreffen sind.

Sehr deutlich treten jetzt die Regenerationszellen hervor, deren meist sphärische Kerne nicht mehr so vereinzelt an der Epithelbasis liegen wie vorher, sich schärfer von den benachbarten Zellen abgrenzen und hier und da kleine Gruppen von 3—4 Zellen bilden.

Man wird eher annehmen dürfen, daß diese aus einer Teilung der Regenerationszellen hervorgegangen seien, als daß eine sekundäre Aneinanderlagerung einzelner Zellen stattgefunden habe. Kernteilungsfiguren konnten nicht mit absoluter Sicherheit nachgewiesen werden.

Weitere Veränderungen lassen sich nicht konstatieren, außer daß die Muskelmaschen die Darmwand jetzt enger umgeben als früher.

3. Larve, welche begonnen hat, den Kokon zu spinnen.

Der Mitteldarm hat sich schon stärker zusammengezogen, sein Lumen ist leer. Die dicht gedrängt stehenden Epithelzellen haben ihre Hauptachse verlängert, die Querachsen verkürzt, und ihre Kerne haben sich stark in der Richtung der Hauptachse in die Länge gestreckt. Sie zeigen erst sehr vereinzelt den Anfang seniler Degeneration. Die auf dem vorigen Stadium beobachtete Konzentration der Chromatinkörnchen ist einer gleichmäßigen Verteilung gewichen. Hier und da ist der ganze Kerninhalt stark gefärbt, ohne daß jedoch eigentliche Chromatolyse schon deutlich in Erscheinung tritt. Der Inhalt der sich vermehrenden Vacuolen ist farblos und scheinbar homogen oder häufiger körnelig und mit Pikrinsäure intensiv färbbar.

Einige Stunden später zeigt der Mitteldarm im wesentlichen noch das gleiche Bild, nur geht die Zusammenziehung des Darmes stellenweise schon so weit, daß die einander gegenüberliegenden Faltenwände sich im Darmlumen berühren.

Noch etwas später bilden die Regenerationszellen stellenweise schon ein zusammenhängendes wenig regelmäßiges Epithel, das sich zwischen Basalmembran und Larvenepithel einschiebt; doch kommt es noch nicht im ganzen Darm zur Ausbildung der neuen Epithelschicht, welche vielmehr noch auf weite Strecken unterbrochen sein kann.

4. Larve während der Entleerung der Vasa Malpighii.

Auf diesem Stadium erfolgt die Entleerung des Inhaltes der Vasa Malpighii in den Enddarm, der dann stark aufgetrieben erscheint.

Für die Mechanik der Epithelabstoßung sind folgende Punkte von Bedeutung: Der Mitteldarm wird vollständig entleert, ohne daß eine Füllung seines Lumens mit Luft stattfindet. Der letzte Darminhalt wird in Form einiger aneinander haftender roter (Eigenfarbe)

Kotballen ausgestoßen. Eine weitere Verengung des Darmlumens, welche stellenweise bis zur Berührung der einander gegenüberliegenden Wände führt, wird jedenfalls durch Muskelkontraktion bewirkt. Somit wird das Larvenepithel an seiner Basis gelockert, da die Basalfläche eine Ausbreitung des Epithels in der frühern Ausdehnung nicht mehr zuläßt. Die vollständige Ablösung des Larvenepithels von dem an seiner Basis sich entwickelnden Puppenepithel wird ermöglicht oder doch erleichtert durch die Bildung von Vacuolen, welche an der Grenze zwischen Larven- und Puppenepithel auftreten und teils dem erstern, teils dem letztern angehören. Nur die dünnen Vacuolenwände vermitteln dann noch den Zusammenhalt beider Epithelschichten, welche sich allmählich, nicht plötzlich und simultan voneinander trennen (Fig. 18).

Das Larvenepithel liegt nur noch streckenweise dem schon auf etwas jüngern Stadien vollkommen geschlossenen Puppenepithel eng an und hat sich zum großen Teil von diesem unter Zerreißen der Vacuolenwände abgelöst. Mit dieser Ablösung geht eine fortschreitende Destruktion des Larvenepithels Hand in Hand. Der Stäbchensaum erhält sich nur noch stellenweise deutlich. Die Zellgrenzen verschwinden zum Teil, die Zellen werden unregelmäßig gegeneinander verschoben und die Kerne verlagert, wobei die ursprüngliche Form der Zellen verloren geht, aber nur selten Zerreißen stattfinden. Die so entstandene körnelige und von nur hier und da noch nachweisbaren Fäden durchzogene Plasmaschicht ist von den Kernen und zahlreichen Vacuolen durchsetzt. Die Kerne zeigen nur zum kleinsten Teil Spuren chromatolytischen Zerfalles und sind der Mehrzahl nach noch wohl erhalten, nur in ihrer Form jedenfalls durch die Druckverhältnisse mehr oder minder beeinflusst und gegen früher verändert. Die Vacuolen erscheinen sphärisch und von einem fein granulären, in der Regel mit Pikrinsäure intensiv färbbaren Inhalt gefüllt, der nicht selten glänzende gröbere Concretionen enthält, welche auf jüngern Stadien nicht beobachtet werden.

An der Basis des Larvenepithels findet man da, wo die Abhebung vom jungen Epithel schon stattgefunden hat, eine verschieden mächtige Schicht, welche geronnener Flüssigkeit gleicht und den Grenzvacuolen entstammen dürfte. In den Zwischenraum zwischen beiden Epithelien ragen Reste der zerrissenen Vacuolenwände hinein, welche teilweise noch Kerne enthalten, deren Zugehörigkeit zu einer der beiden Epithelschichten zweifelhaft ist. Jedenfalls sind

sie für die Bildung des jungen Epithels ohne Bedeutung und lösen sich später im Darmlumen mit dem Larvenepithel auf.

Es scheint, als seien die Grenzvacuolen, welche ihrer Hauptmasse nach den Puppenepithelzellen angehören und wohl nur zufällig der Basis des abgestoßenen Epithels anhaften, nur zu dem Zweck gebildet, um die Trennung beider Epithelien voneinander zu begünstigen; denn man wird bei dem noch sehr primitiven Entwicklungszustand der jungen Zellen nicht annehmen dürfen, daß es sich schon jetzt um eine Abstoßung verdauender Secrete handle, um so weniger als später ein vollkommener Stillstand in der Vacuolenbildung beobachtet wird, während das Puppenepithel allmählich zur vollen Entwicklung gelangt, und weil die Secretion des fertigen Puppenepithels ohne Bildung von Vacuolen innerhalb der secernierenden Zelle vor sich geht. Ferner spricht für den angenommenen Zweck der Vacuolen die Tatsache, daß ihr Inhalt keineswegs dem der (Secret-?)Vacuolen des Larvendarmes gleicht, vielmehr nahezu homogen und stets mit Pikrinsäure unfärbbar, mit Säurefuchsin kaum oder nur äußerst schwach färbbar ist.

Die Zellen des Puppenepithels erscheinen auf diesem Stadium als nur sehr undeutlich gegeneinander abgegrenzte Elemente mit deutlichem, in der Richtung der Hauptachse der Zellen komprimiertem oder rundlichem Kern und einer die Oberfläche vorwölbenden Vacuole in dem noch vollständig fädenfreien, fein vacuolär granulösen Cytoplasma. An der Basis liegen die Zellen der Ringmuskulatur dicht an. Eine Basalmembran ist weder am alten noch am neuen Epithel mehr nachweisbar und scheint sich aufgelöst zu haben. An manchen Stellen bemerkt man jedoch zwischen den Ringmuskeln und dem Epithel kleine Kerne, welche zunächst nur spärlich eingewanderten Bindegewebszellen angehören und in einer wohl als ihr Derivat aufzufassenden Schicht von geringer Mächtigkeit eingestreut liegen. Später nimmt diese jetzt noch vielfach unterbrochene Bindehaut die Gestalt eines zusammenhängenden Schlauches an und scheint dem sich entwickelnden jungen Epithel als festes Widerlager zu dienen, also formbestimmende oder doch formerhaltende Bedeutung zu besitzen. Ich bezeichne sie im Folgenden als Grenzlamelle.

5. Abschluß der Regeneration während der Larvenperiode.

Als nächstes Stadium wähle ich zur Abbildung und Beschreibung dasjenige aus, auf welchem die Abstoßung des Larvenepithels zum

vollständigen Abschluß gelangt ist, das Puppenepithel jedoch noch in primitivem Zustande verharret (Fig. 20).

Das Larvenepithel liegt jetzt, seine Kontinuität fast überall noch während, im Puppendarmlumen, welches vorläufig das Maximum seiner Verengung erreicht hat (Fig. 19). In dem meist auf einen Spaltraum von komparativ geringer Ausdehnung reduzierten Larvendarmlumen finden sich granulöse Massen, welchen hier und da Kerne eingestreut sind. Es dürfte sich in ihnen nicht mehr nur, wahrscheinlich aber überhaupt nicht um Secrete handeln; vielmehr sind die Oberflächen der Larvenzellen schon stark maceriert und erleiden einen körneligen Zerfall, wobei vereinzelte Kerne frei werden. In der Anordnung der Kerne ist vielfach kaum noch eine Regelmäßigkeit nachweisbar, manche liegen zerstreut zwischen den Vacuolen der gemeinsamen, im Zerfall begriffenen Plasmamasse. Durch ihre starke, häufig schon ganz diffuse Färbbarkeit mit Säurefuchsin, ihre unregelmäßige Gestalt und das Auftreten chromatolytischer Tröpfchen (welche übrigens auch zum Teil plasmatolytischen Ursprungs sein mögen) lassen sie den Zustand der Degeneration deutlich erkennen. Die Vacuolen zeigen kein verändertes Aussehen.

Auch an der Peripherie des Larvendarmes zwischen ihm und dem Puppenepithel finden sich hier und da körnelige Massen mit vereinzelt freien Kernen, welche zum Teil auf die zerrissenen Grenzvacuolenwände zurückzuführen, zum Teil aber wohl desselben Ursprungs sind wie im Larvendarm.

Das Puppenepithel hat in seiner Entwicklung nur geringe Fortschritte gemacht. Die Form seiner Zellen ist kubisch oder niedrig cylindrisch, die Zellgrenzen treten deutlich hervor, Ober- und Basalfläche sind konvex; Stäbchensaum und Basalkörnerreihe sind noch nicht entwickelt. Das namentlich nach der Oberfläche zu körnelige Plasma zeigt in der Umgebung des Kerns ein oft sehr grobmaschiges Gefüge und hier und da eine Vacuole, welche keinen erkennbaren Inhalt mehr enthält. Die Kerne liegen der Basis genähert und zeigen nicht selten eine ähnliche Anordnung des Chromatins wie im Larvendarm vor der Secretausscheidung (cf. Fig. 15).

Das junge Puppenepithel grenzt sich unscharf von der bindegewebigen Entopleura ab, welche inzwischen die Form eines geschlossenen Schlauches angenommen hat. Die kleinen ihr eingelagerten Kerne sind chromatinarm und haben sich langsam vermehrt, wie es scheint durch zentripetale Einwanderung; wenigstens findet man zwischen den Längsmuskeln stets einige freie Zellen, deren

Kerne denen der Bindegewebsschicht gleichen. In der letztern liegen außerdem größere Kerne im Zustande der Chromatolyse, jedoch, wie es den Anschein hat, nur da, wo Tracheenendäste in sie eintreten. Die Bindegewebsschicht, welche entweder der Muskulatur eng anliegt oder von ihr durch mehr oder minder weite Zwischenräume getrennt ist, erscheint außen entweder glatt oder in der in Fig. 20 dargestellten Weise höckerig begrenzt.

Die Muskulatur zeigt noch deutliche Querstreifung und ist gegen früher im wesentlichen unverändert, nur weniger stark färbbar. Dagegen tritt eine früher nicht nachweisbare sehr zarte, allem Anschein nach kernlose seröse Hülle (*Tunica propria*) auf, welche die gesamte Entopleura einschließlich der Längsmuskeln umgibt und nur an den Eintrittsstellen der Tracheen unterbrochen ist. Diese seröse Hülle verschwindet auf späteren Stadien wieder, während sie zu andern Zeiten wenigstens stellenweise nachweisbar bleiben kann. Sie zeigt also auch hier ihre bei andern Insecten beobachtete inkonstante Natur.

In dem beschriebenen Zustande befindet sich der Mitteldarm bei denjenigen Larven, welche, kurz vor der Häutung zur Puppe stehend, sich nur noch nach Art der Puppen bewegen können und den auch von *M. neustria* bekannten gelben Puder, welcher den ausgestoßenen Inhalt der Vasa Malpighii darstellt, schon vor einiger Zeit aus dem After entleert haben. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß das Epithel nicht in allen Teilen des Mitteldarmes auf genau gleicher Entwicklungsstufe steht, sondern schon vor der Abstreifung der Larvenhaut manchmal secernierendes Epithel beobachtet wurde.

6. Puppe am 1. Tage.

Das Mitteldarmepithel ist nirgends gefaltet. In der vordern Partie zeigen die Epithelzellen den Charakter secernierender Zellen (Fig. 21). Ihre Gestalt ist im allgemeinen flaschenförmig, da sich ihr distales Drittel oder Viertel mehr oder weniger stark verschmälert und zu einem distal sich wieder erweiternden Hals auszieht. Die noch im basalen Drittel der Zelle gelegenen Kerne sind senkrecht zur Epitheloberfläche gestreckt. Basalwärts vom Kern sieht man eine ziemlich deutliche Längsstreifung des Sarcos, welche auf das Vorhandensein feiner Fäden zurückgeführt werden kann. Jenseits des Kerns nach der Oberfläche hin sind solche Fäden nur noch gelegentlich und selten in ihrem ganzen Verlauf nachweisbar, weil eine fein vacuoläre Körnelung sie verdeckt. Am distalen ver-

schmäleren und namentlich an dem wieder verbreiterten Ende treten die Fäden als zarte Längslinien wieder in demselben Maße deutlicher hervor, als hier der körnelig-wabige Bau des Plasmas einem mehr homogenen Platz macht. Gegen den Secrettropfen, welcher der Zelloberfläche anhaftet, hebt sich das Plasma durch einen scharfen dunklen Saum ab, welcher zuweilen in eine Reihe ziemlich grober Körnchen sich auflöst und in welchem die Längslinien enden. Einige größere Körnchen lassen sich meistens in der Umgebung der Kerne, jedoch auch sonst an verschiedenen Stellen des Sarcos nachweisen. Die auswärts vom Kern gelegene Zellpartie scheint nach den vorliegenden Bildern in erster Linie, vielleicht ausschließlich secretbildend zu sein. Die sie erfüllende granuläre Masse, welche feine Vacuolen einschließt, erscheint nur wenig verändert in den Secrettropfen wieder, in welchen die Chondren scheinbar nur eine nicht sehr erhebliche Quellung erfahren haben. Die Secrettropfen bleiben noch einige Zeit nach ihrer Ablösung von der Zelloberfläche von einer zarten allseitig geschlossenen peripherischen Hülle umgeben, welche nicht zerreißt, sondern körnelig zerfällt; denn zusammenhängende Fetzen dieses Häutchens, aus deren Vorhandensein man auf eine Zerreißung schließen könnte, habe ich nicht gefunden. Vielleicht besteht die Haut aus verklebten Körnchen.

An der Basis des Epithels finden sich zerstreut kleine Kerne, deren zugehöriger Cytoplasmaleib nicht scharf von dem der angrenzenden Epithelzellen gesondert ist. Sie sind morphologisch und topographisch den Funduszellen der Cryptenschläuche oder den Zellen der Imaginalinseln bei *Cybister*, *Hydrophilus* und zahlreichen andern Insecten gleichwertig, aber sie sind hier nicht Bildungszellen für das definitive imaginale Mitteldarmepithel: denn dieses ist mit dem Mitteldarmepithel der Puppe identisch.

An der Basis des Epithels findet sich eine äußerst zarte Membran, welche nur dann mit Sicherheit nachweisbar ist, wenn sich entweder die Zellen von ihr etwas abgehoben haben, was infolge der Konservierung auf diesem Stadium zuweilen geschieht, oder wenn diese Basalmembran der zwischen Epithel und Muskulatur eingeschobenen Grenzlamelle nicht unmittelbar aufliegt. Über die feinere Zusammensetzung dieser bindegewebigen Grenzlamelle geben die Schnittbilder keinen genügenden Aufschluß. Man erkennt in einer undeutlich strukturierten stellenweise körneligen Masse kleine verschieden orientierte Kerne mit homogenem Inhalt, der sich erst bei Anwendung stärkster Vergrößerungen und intensiver Beleuchtung

in Chromatinkörnchen auflöst, welche in dem intensiv roten oder orangegelben Kernplasma liegen. In die Grenzlamelle, welcher die Ringmuskulatur nicht überall dicht anliegt und deren Mächtigkeit innerhalb weiter Grenzen wechselt, dringen die Endäste der Tracheen ein, welche man stellenweise bis an die Basis des Epithels herantreten sieht und deren Kerne von jenen der Bindegewebsschicht durch ihre deutliche Differenzierung leicht unterschieden werden können (Fig 22).

Die Muskulatur nimmt nur im Bereich der noch deutlich nachweisbaren Fibrillen vorwiegend Pikrinsäure auf. Im übrigen überwiegt die Affinität zu Säurefuchsin. Nur hier und da läßt sich noch eine Querstreifung erkennen, jedoch nur an solchen Fasern, welche durch ihr stark gefaltetes Sarcolemma den Zustand der Kontraktion erkennen lassen. Am Querschnitt der Längsfasern erkennt man eine peripherische scheinbar homogene rötliche (Säurefuchsin) Mantelzone und eine gleichmäßig gekörnelte überwiegend gelbliche (Pikrinsäure) Achse, das Myosarc mit den quergetroffenen Myofibrillen. Da in allen jüngern Stadien die Myofibrillen einen peripherischen Mantel formieren (cf. Fig. 20), scheint eine Verlagerung wenigstens eines Teiles derselben nach der Achse zu stattgefunden zu haben. — Die Kerne sind wohl erhalten, nicht sehr stark gestreckt und im ganzen wenig kleiner als die des Epithels. Nur gelegentlich finden sich Anfänge chromatolytischen Zerfalls.

Im vordern Mitteldarmabschnitt fehlen zuweilen die Reste des Larvenepithels, während hier die Secretion des Epithels recht ausgiebig ist und das Secret in ansehnlichen Massen in Gestalt kleiner mit Säurefuchsin färbbarer Körnchen im Darmlumen angetroffen wird. Bemerkenswert ist, daß auch im vordersten Mitteldarmabschnitt das Epithel selbst auf demselben Querschnitt nicht überall das gleiche Verhalten zeigt, sondern vielfach die Zellen einer Wand sehr niedrig und mit einem Stiftchensaum versehen sind, welcher von einer Körnchenreihe an der breiten Oberfläche der Zellen ausgeht. Basalwärts von dieser Körnerreihe zeigt das Plasma ein dichteres längsstreifiges Gefüge, sodaß ein dem Stiftchensaum an Breite gleicher innerer Saum zustande kommt. Im übrigen Zelleib kann man ein grobmäschiges unregelmäßiges Fadenwerk und eine feinkörnig vacuoläre Struktur deutlich erkennen. Die gröbern Fäden scheinen aus Reihen dunkler gefärbter Körnchen zu bestehen, oder diese sind den ungefärbten Fäden wenigstens dicht angelagert. Hier und da finden sich große Vacuolen, deren Inhalt nicht mehr nachweisbar ist. —

Die Kerne sind anders orientiert als in den secernierenden Abschnitten des Epithels. Ihre längste Achse steht senkrecht zur Hauptachse der Zellen, oder die Kerne erscheinen sphärisch. Sie liegen zentral in das cytoplasmatische Maschenwerk eingebettet.

In ganz ähnlicher Form findet man die Epithelzellen vorwiegend in den weiter hinten liegenden Abschnitten, während vorn die secernierenden Zellen überwiegen. Beide gehen kontinuierlich ineinander über, und die flaschenförmigen Zellen stellen nur einen genetisch spätern Zustand des niedrigen Epithels dar, dessen Zellen zunächst unter Beibehaltung des Stäbchensaumes sich strecken, cylindrisch werden und mit dem Beginn der Secretion die beschriebene Flaschenform annehmen und den Stäbchensaum dann nicht mehr erkennen lassen. Da, wo die platten Zellen überwiegen, ist das Darmlumen beträchtlich erweitert und von den Resten des Larvenepithels ausgefüllt. Die Ringmuskulatur erscheint stark gestreckt.

Ganz allgemein läßt sich feststellen, daß im vordern Mitteldarmabschnitt die Epithelzellen am weitesten entwickelt sind, am schwächsten da, wo der Darm durch seinen Inhalt am stärksten aufgetrieben erscheint. Die drei durch Übergänge verbundenen Formen, in welchen die Epithelzellen im Mitteldarm der Puppe am ersten Tage auftreten, werden durch Fig. 21, 22, 20 zur Anschauung gebracht. 20—22—21 würde den genetischen Weg bezeichnen.

Das Larvenepithel zeigt nirgends mehr die frühere Kontinuität, sondern ist (wohl unter dem Einflusse des Secrets des Puppendarmes) zunächst in mehrere größere und kleinere Fetzen zerfallen. An wenigen Stellen nur ist seine Auflösung schon beendet, d. h. auch die Kerne, welche ihr am längsten widerstehen, sind vollständig verschwunden. In den größern Fetzen aber sind zum Teil noch wenig angegriffene Kerne und Vacuolen nachweisbar, deren Inhalt jedoch häufig schon aufgelöst ist und nur an manchen Stellen noch die frühere auffallend intensive Gelbfärbung (Pikrinsäure) zeigt. Das den „gelben Körper“ formierende Larvenepithel besteht demnach jetzt vorwiegend aus einem körneligen, mit Säurefuchsin und Hämatoxylin intensiv färbbaren, dichten Detritus, welcher das Puppendarmlumen nicht vollständig ausfüllt und stellenweise noch größere Epithelschollen mit Kernen und Vacuolen sowie vereinzelte Kerne in verschiedenen Zuständen der Auflösung enthält.

Vergleichung des Larvendarmes mit dem Puppendarme.

Der Larvendarm ist erheblich länger und von stärkerem Kaliber als der Puppendarm; seine Wand ist gegenüber der des Puppendarms reich gefaltet. Die Zellen des Larvendarmes sind kolbenförmig oder mehr oder minder oval, die des Puppendarms dagegen flaschenförmig, schlanker und höher, und die epitheliale Wand setzt sich aus untereinander gleichartigen Zellen zusammen. Natürlich wurden hier nur die fertigen secernierenden Zellen miteinander verglichen. An der Basis des Larvenepithels findet sich eine zarte Basalmembran, während ihm die am Puppendarme entwickelte zellige Entopleura fehlt. Im ganzen gewähren beide Epithelien bei vergleichender Betrachtung (cf. Fig. 15, 16, 21) einen recht verschiedenen Anblick, doch ist das Puppenepithel nur als eine etwas andere Entwicklungsform des ihm wesentlich gleichen Larvenepithels anzusehen. Beide besitzen (das Puppenepithel sicher wenigstens vor der Secretabgabe) einen deutlichen Stäbchensaum mit Basalkörnerreihe. Die beiden Zellformen sind leicht voneinander abzuleiten, und durch beide scheint die Aufgabe, eine möglichst große secernierende Fläche dem Lumen zuzuwenden, nach Maßgabe des verfügbaren Raumes und der Anzahl der Zellen in verschiedener Weise gelöst zu sein, einmal durch die Ausbildung der Keulenform, bei welcher die breite Oberfläche dem Darmlumen zugewendet ist, das andere Mal durch die Verschmälerung des distalen Endes, das mit einer ausgedehnten, auf die Seitenwände übergreifenden Oberfläche in das Lumen vorragt und der innern Epithelgrenze ein zottiges Aussehen verleiht. Die Form der kolbenförmigen Larvenzellen scheint mitbedingt durch die sich zwischen sie einschiebenden ovalen, vacuolenhaltigen Zellen, welche die Basis der Keulenzellen stielartig zusammenpressen, sowie wesentlich auch durch die Faltenbildung des Epithels. — Ferner findet die Abgabe des Secrets von seiten beider Zellarten in ganz übereinstimmender Weise statt. Beide stoßen Secretkörnchen ab, welche durch eine Membran zu einer Kugel zusammengehalten werden, und wahrscheinlich ist die chemische Beschaffenheit des Secrets in beiden Fällen die gleiche. Vacuolen, wie sie im Larvendarm beobachtet wurden, sind im Epithel der jungen Puppe nicht nachweisbar. — An der Basis beider Epithelien finden sich kleine, morphologisch und topographisch den Regenerationszellen anderer

Insecten gleichwertige Zellen, welche gegen das Ende der Puppenperiode immer seltner werden.

Das Studium der folgenden Puppenstadien lehrt zunächst, daß die Zellen der hintern Partie nicht, wie zu erwarten war, ebenfalls in die beschriebene Secretionsphase der vordern Mitteldarmpartie eintreten, sich also insofern ganz anders verhalten, als sie die morphologische Differenzierung zu Flaschenzellen nicht erfahren und zunächst noch funktionslos bleiben. Verfolgen wir das Verhalten des Mitteldarmes während der übrigen Zeit der Puppenperiode, so ergibt sich Folgendes:

7. Puppe am 2. Tage.

Am 2. Tage der Puppenperiode finden sich in der vordern Mitteldarmpartie nur noch wenige Zellen, welche den Zustand der Secretion erkennen lassen. Die früher flaschenförmigen Zellen verkürzen ihre Hauptachse, platten ihre Oberfläche ab und nähern sich dem Zustand der in Fig. 22 abgebildeten Zellen mehr und mehr, welche sich in der hintern Mitteldarmpartie in dessen größter Ausdehnung unverändert erhalten haben. An der Oberfläche auch der der noch immer cylindrischen, aber nicht mehr flaschenförmigen Zellen wird ein Stäbchensaum, eine Körnerreihe und ein längsverlaufendes deutliches Linom sichtbar. Nur in einem nicht sehr breiten Längsband setzen sich die früher flaschenförmigen Zellen noch eine Strecke weiter nach hinten fort, sodaß man auf Querschnitten die Wand in ihrer weitaus größten Ausdehnung von platten Epithelzellen gebildet sieht, während die früher flaschenförmigen und jetzt cylindrischen Zellen nur in dem Längsband die Regelmäßigkeit im Bau der Darmwand unterbrechen. Die Zellen des Längsbandes gehen an beiden Kanten allmählich in die platten Zellen über, sodaß auf Querschnitten das Längsband als flacher Wulst mit seitlich verstreichenden Rändern in das Lumen vorspringt.

Zwischen dem unveränderten gelben Körper und dem Epithel liegen körnelige Massen, welche wenigstens zum großen Teil als Secret der Flaschenzellen anzusehen sind. Von einer auflösenden Wirkung dieser Secrete auf das Larvenepithel ist wenig zu merken. Vielmehr zeigt dieser an seiner Peripherie vielfach noch die Oberflächenverhältnisse, welche durch die unter Bildung der Grenzvacuolen stattgehabte Trennung vom Puppenepithel bedingt sind. Welchen Wert also die Secretbildung im vordern Mitteldarmabschnitt der Puppe habe, ist schwer zu sagen. Jedenfalls ist ihre Einwirkung

auf das Larvenepithel so wenig augenfällig, daß sie nur als sehr gering angenommen werden kann. Das Gleiche ergibt die Tatsache der wiederholten Secretbildung in spätern Puppenstadien, während der Zerfall des gelben Körpers nur langsame Fortschritte macht.

Die Kerne sind in allen Epithelzellen nahezu gleichartig entwickelt und in ihrer Form von der Gestalt der Zelle abhängig: schwach in der Richtung der Hauptachse gestreckt in den cylindrischen, sphärisch in den kubischen und senkrecht zur Basalfläche schwach komprimiert in den platten Zellen. Sie enthalten sehr zahlreiche, gleichmäßig verteilte Chromatinteilchen von verschiedener Intensität ihrer Färbbarkeit innerhalb des gelben Kernplasmas.

Der im wesentlichen unverändert gebliebene gelbe Körper erstreckt sich jetzt durch den ganzen Mitteldarm, welcher sich im Verlauf der folgenden Tage noch weiter verkürzt.

Als Basalmembran bezeichne ich im Gegensatz zu der bindegewebigen Grenzlamelle dasjenige zarte Häutchen, welches auch da an der Basis der Epithelzellen nachgewiesen werden kann, wo die Grenzlamelle noch besteht. Sie gehört meines Erachtens den Epithelzellen selbst genetisch an, hebt sich niemals von ihnen ab und scheint das Produkt der basalen dichten und körneligen Plasmanschicht zu sein. Äußerst zart, ist sie oft nur an ihrem differenten Lichtbrechungsvermögen zu erkennen, d. h. von den übrigen Konturen der Zellen zu unterscheiden. Die Zellgrenzen, also die Intercellularwände, gehen nicht direkt in sie über, sondern verschwinden kurz vor der Berührung in dem körneligen Basalplasma. Letzteres erscheint demnach als zusammenhängende Schicht, welche alle Zellen des Epithels miteinander verbindet.

Auffallend ist, daß jetzt die Grenzlamelle fast überall fehlt und nur stellenweise zwischen Muskulatur und Basalmembran noch auftritt. Die Rückbildung der Grenzlamelle dürfte auf das Auftreten der inzwischen wieder gebildeten und auf jüngern Stadien fehlenden Basalmembran zurückzuführen sein. Durch sie hat das junge Epithel die ihm früher noch fehlende mechanische Festigkeit erlangt, welche die Grenzlamelle ihm inzwischen zu geben bestimmt war; wenigstens finde ich keine andere Erklärung für die Tatsache, daß die Grenzlamelle auftritt, während die Basalmembran verschwindet und rückgebildet wird, nachdem das Epithel eine neue Basalmembran ausgebildet hat. In welcher Weise die Rückbildung der Grenzlamelle sich vollzieht, konnte ich nicht Stufe für Stufe verfolgen; es scheint aber, daß sie unter körneligem Zerfall ihrer Kerne sich auflöst, da

Reste, welche dieses Bild des Zerfalles darboten, bei der Puppe am 2. Tage nachgewiesen werden konnten.

Nach außen von der Muscularis finden sich zahlreiche stellenweise dicht gehäufte, aber nicht fest miteinander verbundene Zellen von embryonalem Charakter in vorwiegend sphärischer Form. Es sprechen keine Anzeichen dafür, daß diese Zellen als echte Phagocyten aufgefaßt werden können. Zwischen ihnen findet man stark gefärbte, anscheinend chromatolytische Tröpfchen. Woher diese stammen, ob von der aufgelösten Grenzlamelle, von zerfallenden freien Zellen oder ob sie unabhängig von Kernen entstandene Bestandteile der Hämolymphe repräsentieren, darüber läßt sich nichts Bestimmtes aussagen; am wahrscheinlichsten aber dürften sie als Bestandteile der sich auflösenden Spinndrüsen anzusehen sein. Diese zerfallen ganz ohne Beteiligung von Phagocyten. Ihre periphere Basalschicht bleibt lange Zeit intakt, und außen von ihr finden sich vereinzelte freie Zellen, die sich jedoch erst dann mit Zerfallsprodukten der Spinndrüsen mischen, wenn die Basalmembran reißt; und das geschieht erst, wenn der körnelige Zerfall der Spinndrüsenzellen schon sehr weit vorgeschritten ist. Die dann aus der Drüsenwand austretenden stark gefärbten Tröpfchen bieten weder in ihrer Gestalt noch Färbbarkeit (bei Anwendung der VAN GIESON'schen Methode) ein unterscheidendes Merkmal gegenüber den chromatolytischen Tröpfchen dar, wenngleich sie Produkte der Plasmolyse sind. Beide erscheinen vollkommen homogen, und es ist erklärlich, daß diese Kügelchen durch das Blut weiter verschwämmt werden und daher auch in einiger Entfernung von ihrem Entstehungsort an der Darmwand angetroffen werden.

Die Muskulatur hat sich in ihrem Aussehen nicht merklich verändert.

8. Puppe am 3. Tage.

An den cylindrischen Zellen, welche auch hier noch an dem vordern Mitteldarmende ausschließlich die epitheliale Darmwand bilden, sehen wir die Kerne ganz an die Basis verlagert. Gleichzeitig ist ihre Orientierung zur Hauptachse der Zelle verändert, indem ihre längste Achse jetzt auf dieser senkrecht steht, ein Verhalten, welches bei cylindrischen Zellen nur selten beobachtet wird. In der Struktur der Kerne ist nur insofern eine Veränderung bemerkbar, als die zahlreichen Chromatinkörnchen vollkommen gleichmäßig stark gefärbt erscheinen.

Die im allgemeinen maschige Anordnung der Sarcولين ist durch die basale Körnerschicht verdeckt, welcher die Kerne jetzt unmittelbar aufliegen. In manchen Epithelzellen ist die Maschenstruktur außerordentlich deutlich und auffallend regelmäßig. Die Netzwände setzen sich aus zarten, nicht weiter auflösbaren Linen zusammen, welche sich zwischen in bestimmten, doch nicht ganz gleichen Abständen gelegenen Körnchen ausspannen. Wo das Maschenwerk in dieser Form ausgebildet ist, sind Zellgrenzen zuweilen nicht zu erkennen. Bei den meisten Zellen des Epithels treten sie jedoch auf, erreichen aber die Basalmembran nicht. Linen, Körnchen und Zellgrenzen sind mit Säurefuchsin intensiv gefärbt.

In dem vorliegenden Stadium ist sehr deutlich zu erkennen, in welcher Weise die Reduktion der Höhe der frühern Flaschenzellen stattfindet. An ihrer Oberfläche treten große Vacuolen auf, welche leer erscheinen oder nur einige wenige sehr kleine Körnchen enthalten und seitlich und nach der Darmachse zu durch eine stark gefärbte (Säurefuchsin), allem Anschein nach homogene Haut begrenzt wird, während die Oberfläche der Zelle gegen den Vacuolenraum frei vorliegt. Alles außerhalb der nach der Darmachse zu kalottenförmig vorgewölbten Vacuole gelegene Plasma einschließlich der Haut löst sich später von der Zelloberfläche ab, um zu einem körnigen Detritus zu zerfallen, liegt aber auf diesem Stadium derselben stellenweise noch an. Auch an der Oberfläche der kubischen und platten Zellen scheinen Abschuppungen stattzufinden: der Stäbchen-saum ist nirgends zu erkennen, sei es, daß er durch die der Oberfläche des Epithels aufliegenden Detritusmassen verdeckt oder selbst an der Bildung dieses Detritus beteiligt ist. Vacuolenbildungen, welche auf eine secretorische Tätigkeit dieser Zellen schließen ließen, sind nicht vorhanden.

Der Zerfall des gelben Körpers, der an vielen Stellen noch deutlich epithelial angeordnete Zellen mit wohl erhaltenen Kernen aufweist, geht so langsam vor sich, daß man kaum berechtigt ist, eine erhebliche Einwirkung verdauender Secrete anzunehmen.

Die Muskeln zeigen nach wie vor ein deutliches Sarcolemma, Fibrillen und Mangel der Querstreifung. Die Querschnitte der Längsfasern lassen eine auffallend starke periphere rot gefärbte Mantelschicht erkennen, welche eine gelb gefärbte Achse umschließt, das Myoplasma mit den in Form zerstreuter Punkte erscheinenden Fibrillenquerschnitten. Die langgestreckten oder rundlichen Kerne zeigen überall die gleiche Struktur und sind nur vereinzelt homogen

oder in chromatolytischem Zerfall. — Von der Grenzlamelle finden sich kaum noch Spuren.

9. Puppe am 4. Tage (Fig. 23).

An den Epithelzellen, welche jetzt fast im ganzen Darm in gleicher Form ausgebildet sind und kubisch oder niedrig cylindrisch erscheinen, erhält sich die Maschenstruktur der Linen an der oberflächlichen Partie nicht mehr durchweg. Hier bemerkt man, daß die Fäden des Gerüsts sich untereinander parallel und senkrecht zur Oberfläche angeordnet haben und daß in der distalen Hälfte das Zellplasma vorwiegend gelb (Pikrinsäure) gefärbt und reicher an feinsten Körnchen ist als die proximale, in welcher die Maschenstruktur und überwiegende Rotfärbung (Säurefuchsin) sich erhalten haben. Wo der feinkörnige Detritus des Darmlumens die Epitheloberfläche frei läßt, erkennt man deutlich eine der Oberfläche entsprechende und eine etwas tiefer verlaufende Linie. Beide erweisen sich bei Anwendung starker Vergrößerungen als Körnerreihen, welche durch zarte, der Hauptachse der Zelle parallele Fäden miteinander verbunden sind. Ein die äußere Körnerreihe überragender Stäbchensaum konnte mit Sicherheit nur an wenigen Stellen erkannt werden. An diesen war das Gerüst unterhalb der Oberfläche durch eine reichliche feine Körnelung vollständig verdeckt, und die gelbe (Pikrinsäure) Körnchenzone bildete einen ziemlich breiten Saum, der sich von dem übrigen maschig gebauten Zellkörper wie ein Band scharf abhob. In andern Darmregionen wurde jedoch diese Oberflächenschicht vermißt, und das Linom war deutlich bis zu der Körnerreihe zu verfolgen (Fig. 23). An der Oberfläche war dann nur eine Körnerreihe entwickelt, die sich aus größern Körnchen aufbaute als die doppelten Körnerreihen, und in das Lumen ragte ein deutlicher Stäbchensaum. Da Übergänge nicht beobachtet wurden, bleibt die Frage offen, wie und ob beide Formzustände auseinander hervorgegangen sind.

Hier und da sieht man eine vereinzelte Zelle aus dem Epithel in das Lumen einwandern; wenigstens deute ich die vorliegenden Bilder so, auf welchen eine birnförmige Zelle mit der Hauptmasse ihres Körpers über die Epitheloberfläche hinausragend nur noch mit dem verschmälerten Stielende zwischen den übrigen Zellen steckt und den Kontakt mit der Epithelbasis ganz verloren hat (Fig. 23).

Die Kerne haben ihr Verhalten nicht geändert. — Die Grenz-

lamelle ist ganz verschwunden, die Basalmembran zart, aber stets deutlich erkennbar.

Die Muskulatur läßt auf diesem Stadium an Querschnitten erkennen, daß der Myolemmamantel nicht homogen, sondern deutlich strukturiert ist. Von der äußern zur innern Wand ziehen dicht gestellte radiäre Streifen, welche ihrerseits eine weitere Zusammensetzung nicht erkennen lassen. Der ganze Mantel ist wie früher mit Säurefuchsin gefärbt, während die Sarcachse intensiv gelb gefärbt erscheint. Ist nun das Myosarc körnelig und sind die Myofibrillen radiär in bandförmiger Anordnung in der Mantelzone enthalten, oder rührt die Körnelung der Sarcachse von den Fibrillenquerschnitten her, während die radiäre Streifung des Sarcolemmas diesem selbst angehört? Die Längsschnittbilder sprechen zum Teil für die letztere Auffassung, da sie bei günstig geführtem Schnitt ein auffallend stark entwickeltes Sarcolemma zeigen, aber dessen Struktur nicht erkennen lassen. Andererseits aber scheinen die Fibrillen nicht überall auf die Sarcachse beschränkt zu sein, sondern auch peripherisch zu verlaufen. Es ist demnach wohl anzunehmen, daß vom Sarcolemma radiäre Septen in die Sarcachse einstrahlen, sodaß sich das Längsschnittbild ändert, indem bald ein solches Septum, bald der Zwischenraum zwischen je 2 Septen getroffen ist. Diese Septen würden dann den radiären Streifen der Mantelzone auf den Querschnitten entsprechen.

Daß man auf jüngern Stadien diese Verhältnisse an den sehr kleinen Muskelquerschnitten nicht erkennen konnte, deutet entweder auf Veränderungen in der Peripherie der Muskelfasern hin oder erklärt sich aus der in den vorliegenden Stadien besser gelungenen Differenzierung.

Chromatolytische Tropfen treten in der Ringmuskellage jetzt in weiterer Verbreitung auf als in jüngern Stadien. Auch bemerkt man zwischen, aber niemals in den Fasern, welche noch überall vollkommen intakt erscheinen, „Körnchenkugeln“, Zellen, welche zum Teil die Größe eines Längsfaserquerschnittes übertreffen, einen deutlichen chromatinreichen, rundlichen Kern enthalten und deren Sarc mit verschiedenartigen Klümpchen erfüllt ist. Zum Teil erinnern die Einschlüsse des Sarcs in Form, Größe und Färbbarkeit sehr an den Inhalt, welchen man jetzt in den Fettkörperzellen bemerkt, d. h. sie bestehen aus isolierten, dem Sarc in sehr wechselnder Fülle eingelagerten intensiv gelb (Pikrinsäure) gefärbten Körperchen, welche vollkommen homogen erscheinen. In manchen Zellen finden

sich ausschließlich diese Körperchen, in andern aber treten daneben teils blässere, teils intensiv gefärbte Körnchen auf. Die letztern erscheinen bei tiefer Einstellung rot (Säurefuchsin) und homogen, bei hoher Einstellung dagegen peripherisch gelb mit centralem, leuchtend rotem Punkt. Da im Sarc des gelben Körpers sich mit den eben beschriebenen im Verhalten genau übereinstimmende Körnchen nachweisen lassen, darf man annehmen, daß in den Körnchenkugeln sarcolytische Prozesse stattfinden, über deren Natur natürlich nicht das mindeste ausgesagt werden kann. Von einer aktiven phagocytären Einwirkung der meist ganz vereinzelt, selten in Kongregationen von geringer Individuenanzahl auftretenden Zellen auf die Muskelfasern kann auf Grund der vorliegenden Präparate nicht die Rede sein.

10. Puppe am 5. Tage (Fig. 24).

Der gesamte Mitteldarm hat sich derart verengt, daß er vom gelben Körper nahezu vollständig ausgefüllt wird und die Lücken zwischen ihm und dem Epithel bis auf geringe Reste verschwunden sind. Das Epithel zeigt einen sehr regelmäßigen Aufbau ohne jede Faltenbildung; alle Zellen sind cylindrisch und fast durchweg von gleicher Höhe. Der Querschnitt erscheint fast genau ringförmig. Dieser gleichmäßige Bau der Epithelzellen in allen Teilen des Mitteldarmes, namentlich der Übergang der platten und kubischen Zellen zu Cylinderzellen, hängt mit der Verengung des Lumens zusammen. Der Raumverlust zwingt die Zellen zur Verkürzung der Querachsen und zur Verlängerung der Hauptachse, eine Faltenbildung wird durch den kompakten gelben Körper unmöglich gemacht. Mit demselben Recht aber kann man sagen, daß durch die Formveränderung der Zellen die Verengung des Darmlumens bewirkt wird.

Die Kerne sind aus der Basalzone herausgerückt und liegen jetzt sehr regelmäßig etwas basalwärts von der Mitte der Hauptachse. Sphärisch oder schwach oblong und reich an kleinen Chromatinkörnchen, füllen sie in ihrem Bereich häufig die gedrängter stehenden und daher schlankern Zellen von Seitenwand zu Seitenwand fast aus. An der Basis des Epithels liegen vereinzelt oder paarweise kleine Kerne von etwa $\frac{1}{4}$ der Größe der Epithelkerne (Fig. 24). Aber auch nahe der Oberfläche findet man kleine Kerne ähnlicher Art. Sie scheinen bei der Zusammendrängung der Epithelzellen auf einen geringern Raum teils an der Basis, teils an die

Oberfläche verschoben zu sein. Die basalen Kerne würde man nach Lage und Größe als Regenerationszellkerne ansprechen dürfen.

Die basale Körnerzone, welcher früher die Kerne auflagen, ist verschwunden; ebensowenig läßt sich die oberflächliche (gelbe) Körnerzone noch in der frühern Form erkennen; sie hat sich vielmehr stark aufgelockert und zeigt einen fein vacuolären Bau und schwach gelbliche Färbung (Pikrinsäure). Eine Körnerreihe ist überall als Basis des Stäbchensaumes deutlich entwickelt und stets nur einfach. Daraus ergibt sich für die Beurteilung des 9. Stadiums, daß die doppelte Körnerreihe eine Vorstufe der einfachen ist. Vielleicht wachsen die äußern Körner zu den extracytären Fortsätzen des Stäbchensaumes aus, oder die doppelte Körnerreihe erscheint dann, wenn der Schnitt etwas schräg geführt wurde und ist in Wirklichkeit gar nicht als solche vorhanden. Zwischen der feinvacuolären gelblich gefärbten Außenschicht, welche an der Oberfläche ihren Abschluß durch die Körnerreihe erfährt, und den Kernen bietet das Sarc das Aussehen eines unregelmäßigen und gröbern Maschenwerkes dar, dessen Stränge rötlich gefärbt sind und Chondren enthalten. Zwischen den Kernen und der Basalmembran aber sieht man in der Regel noch sehr gleichmäßig und deutlich entwickelte polygonale Maschen mit meist stärkern und ebenfalls rot gefärbten Wänden.

Die zarte, aber deutliche Basalmembran färbt sich gelb und wird von den wohlentwickelten, aber nie ganz gestreckt verlaufenden Seitenwänden der Epithelzellen nicht erreicht. Wenngleich allem Anschein nach wie die Zellgrenzen ein Produkt des Plasmas, unterscheidet sich die Basalmembran durch ihre Färbbarkeit und Struktur sowie durch ihr Lichtbrechungsvermögen von den seitlichen Zellwänden. Diese letztern sind rot gefärbt und verlaufen, basalwärts sich verlierend und nach der Oberfläche hin stark verjüngt, gewellt oder mehrfach schwach winklig geknickt und sind eine Strecke weit diesseits und jenseits der Kerne am deutlichsten als mehrfache, mit größern stark gefärbten Chondren belegte Fäden zu erkennen. Sie enden in der Körnerreihe an der Oberfläche des Epithels. Schlußleisten sind nicht zu erkennen.

Bemerkt sei noch, daß an einigen Stellen des Darmes an der Basis der Epithelzellen eine ganz ähnliche gelbe Körnenschicht angetroffen wird, wie sie früher unter der Oberfläche des Epithels nachgewiesen werden konnte.

Die Muscularis dieses Stadiums (Fig. 24) zeigt ziemlich unver-

mittelt ein wesentlich verändertes Aussehen. Die Körnchenkugeln, die wir bei der um einen Tag jüngern Puppe eben erst in geringer Anzahl zwischen den Muskelfasern auftreten sahen, haben sich sehr stark vermehrt. In ihrem Aussehen gleichen sie ganz den früher beschriebenen; nur sind aus diesen jetzt auch solche und zwar in überwiegender Menge vorhanden, deren Körncheninhalt sich blaßviolett färbt. Die Muskelfasern sind auf sehr dünne Fäden reduziert, welche man als Reste der Muskeln meist nur noch an ihrer Form und Lage erkennen kann, während die Fibrillen nicht mehr überall nachweisbar sind. Alle durch die Reduktion der Fasern frei gewordenen Räume der Muscularis enthalten Körnchenkugeln. Die Reste der Fasern, welche übrigens nicht zerrissen sind, sondern in ihrer Kontinuität auf weite Strecken verfolgt werden können, enthalten auffallend kleine, wenig gestreckte intakte und chromatolytisch degenerierende Kerne. Die Fasern färben sich gelb, Sarcolemma und Fibrillen sind nur hier und da noch zu erkennen, aber nicht mehr anders als topographisch zu unterscheiden, sei es, daß sie sich übereinstimmend färben, sei es, daß das Sarcolemma aufgelöst ist; die periphere Schicht würde dann dem Sarcolemma nicht mehr entsprechen. Zu dieser letztern Auffassung berechtigen Querschnittsbilder der Längsfasern, welche man in folgenden Formen antrifft: einige zeigen noch ein deutliches rot gefärbtes mehr oder minder destruiertes Sarcolemma, bei andern dagegen umhüllt die Muskelhaut nur noch zur Hälfte oder etwa hufeisenförmig den Faserinhalt, während ihr übriger Teil der Auflösung schon anheimgefallen ist. Mit der Auflösung des Sarcolemmas würde sich schon zum großen Teil die starke Reduktion des Faserquerschnittes erklären lassen.

Von einem Eindringen der Körnchenkugeln in die Fasern kann schon darum nicht die Rede sein, weil der Faserquerschnitt jetzt kaum noch die Größe des Kernes der Körnchenkugeln besitzt. Ebenso wenig darf von Sarcolyten gesprochen werden, welche phagocytär von den freien Zellen aufgenommen würden; denn ein Zerfall der Fasern findet nicht statt. Aus den vorliegenden Bildern läßt sich keine andere Vorstellung gewinnen, als daß eine chemische Selbstauflösung der Muskeln stattfindet; welche Rolle die Körnchenkugeln dabei spielen, darüber wird man sich sehr verschiedene Vorstellungen machen können, mit welchen man jedoch den Standpunkt der reinen Beobachtung verläßt. Nur soviel wird mit einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden können, daß überhaupt kausale Beziehungen

zwischen der Auflösung der Muskeln und dem Auftreten der Körnchenkugeln bestehen; ob aber die Körnchenkugeln bewirkend oder beschleunigend für die Auflösung der Muskeln in Frage kommen oder ob sie die in dieser Form möglicherweise schädlich wirkenden flüssigen (?) Zerfallsprodukte der Muscularis vorläufig aufnehmen und zu den charakteristischen Einschlüssen umarbeiten, bleibt ganz unentschieden, doch neige ich mich der letztern Auffassung mehr zu.

11. Puppe am 6. Tage.

Obwohl dies Stadium um 24 Stunden älter ist als das im 10. Abschnitt beschriebene, finden wir den Mitteldarm doch erst auf einer Entwicklungsstufe, welche zwischen der der 4 und 5 Tage alten Puppe steht: das läßt sich namentlich leicht aus dem Verhalten der Muskulatur und der Körnchenkugeln schließen. Doch auch das Epithel zeigt zwischen beiden Stadien vermittelnde Verhältnisse. So sehen wir die Epithelkerne noch keineswegs in der regelmäßigen Lagerung des Stadiums 10, sondern zum Teil noch der basalen Körnerzone aufgelagert, welche sich feinvacuolär aufzulösen d. h. sich distalwärts auszubreiten begonnen hat und im Stadium 10 fehlt. Sie zeigt hier im Gegensatz zu ihrem frühern Verhalten mehr Affinität zu Pikrinsäure und läßt eine undeutliche dichte Streifung senkrecht zur Basalmembran erkennen. Andere Kerne dagegen nehmen schon die für das 10. Stadium beschriebene Lage ein. Daraus ergibt sich, daß nicht alle Kerne gleichzeitig distalwärts wandern und daß die Auflösung der basalen Körnchenschicht mit der Wanderung der Kerne in Zusammenhang steht. Das Epithel bleibt auch stellenweise noch kubisch, erscheint aber nur an wenigen Stellen noch platt. Der Übergang zu der (Stadium 10) beschriebenen regelmäßigen Epithelform ist deutlich zu erkennen. Dabei sieht man schon jetzt einige kleinere Kerne, welche an der Basis liegen bleiben. Da diese als solche schon jetzt von den übrigen wohl zu unterscheiden sind, wird man sie auch als schon vor der Ausbildung des regelmäßigen Epithels für ihre Rolle prädestiniert ansehen können, die ihnen also keineswegs ausschließlich durch die mechanischen Vorgänge bei der Zusammenziehung des Mitteldarmes erst angewiesen wird.

Das Linom der Epithelzellen ist überall bis zur Körnerreihe des Stäbchensaumes zu verfolgen und wird nicht mehr durch die sich feinvacuolär auflösende gelbe Körnchenzone verdeckt, ein Ver-

halten, welches schon im 9. Stadium stellenweise zur Beobachtung kam.

Die Körnchenkugeln haben sich dem Stadium 9 gegenüber erheblich vermehrt, sind zwischen die Basalmembran und die Ringfasern eingedrungen und haben die letzteren von jener abgehoben. In den Ringfasern herrscht die rötlich-violette Färbung vor, während die Längsfasern noch ihre intensiv gelbe Sarcachse leicht erkennen lassen. Eine Zerstörung des Sarcolemmas hat noch nicht stattgefunden, doch treten an ihm hier und da periphere Hohlräume auf und eine undeutliche ringförmige Faserung wird bemerkbar. Die innere Wand des ringförmigen Sarcolemmamantels grenzt sich mit scharfem Kontur von der Sarcachse ab. Die Körnchenkugeln enthalten jetzt viel mehr violett als gelb gefärbte Körperchen.

Aus dem Vergleich des vorliegenden Zustandes mit dem unter 10 beschriebenen ergibt sich als Stütze der dort ausgesprochenen Ansicht, daß das Sarcolemma zuerst und vollständig aufgelöst wird, ohne daß jedoch nachweisbar geformte Bestandteile desselben von den freien Zellen aufgenommen werden. Daß übrigens die Körnchenkugeln mit den freien Zellen früherer Stadien identisch sind, welche sich dort überall in den entopleuralen Geweben nachweisen lassen, glaube ich mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen zu dürfen. Eine Zuwanderung aus andern Körperregionen ist natürlich nicht ausgeschlossen.

12. Puppe am 7. und 8. Tage.

Dem Entwicklungszustande nach schließt sich dieses Stadium an die 5 Tage alte Puppe an.

Am Epithel macht sich eine geringe Faltenbildung bemerkbar. Sie wird möglich infolge der langsamen Verflüssigung des gelben Körpers, der ihr keinen Widerstand entgegensetzt, und sie geschieht ohne Beteiligung der Muscularis, welche in keinem funktionsfähigen Zustande mehr ist. Die Unterschiede zwischen diesem und dem 10. Stadium sind gering. Das Sarc zeigt zwischen Basalmembran und Kernen nicht mehr den maschig-vacuolären, sondern einen fein fibrillären Bau, welcher an der Basis der Kerne plötzlich verschwindet, bei der 8 Tage alten Puppe jedoch die Kerne nicht mehr erreicht und eine überwiegende Gelbfärbung (Pikrinsäure) annimmt. Die dichtgedrängten Längslinien dieser Region stehen auf der Basalmembran senkrecht und erreichen sie. Weitere bemerkenswerte Unterschiede sind nicht zu konstatieren.

Auch die Muscularis treffen wir im wesentlichen noch in dem früher beschriebenen Zustande an. Da wo das Sarcolemma noch erhalten ist, scheint es eine Aufquellung erfahren zu haben, welche seiner vollständigen Auflösung vorausgeht.

13. Puppe am 9. Tage.

Am 9. Tage finde ich das Epithel in verändertem Zustande. Der früher kurze Stäbchensaum hat erheblich an Länge zugenommen und stellenweise mehr den Charakter eines Wimpersaumes angenommen. Die blaßrötlich gefärbten Fortsätze, welche ihn zusammensetzen, sind nicht miteinander verklebt, sondern ragen oft frei und schwach gebogen in das Darmlumen vor, in den Hohlraum hinein, welcher zwischen dem gelben Körper und der Epitheloberfläche wieder besteht. Falten finde ich auf diesem Stadium im Querschnitt nicht, sodaß wieder eine Ausdehnung der Mitteldarmwand stattgefunden haben muß, welche mit dem Schwinden der Muscularis in Zusammenhang stehen dürfte. Während sich die Beschaffenheit des Sarcos sonst nicht geändert hat, treten zwischen der basalen Linenschicht und den Kernen, selten zwischen den Kernen und der Oberfläche Vacuolen auf, welche auf eine (secretorische oder resorbierende?) Tätigkeit des Epithels schließen lassen. Die Größe der Vacuolen schwankt in weiten Grenzen; zuweilen füllen sie die ganze Zelle zwischen Kern und basaler Linenschicht aus. Bald enthält jede Zelle nur eine, bald mehrere Vacuolen. Zuweilen liegen sie vereinzelt in der Sarcolinenzzone selbst. Die Vacuolenwände erscheinen gegen den Inhalt und das umgebende Sarc scharf abgehoben und bestehen aus dicht gelagerten, dunkel erscheinenden Körnchen; ihr Inhalt ist blaß oder gar nicht gefärbt und erscheint schollig.

Die Muscularis ist bis auf geringe Reste verschwunden. Zwischen den gegen früher nur noch in geringer Anzahl vorhandenen Körnchenkugeln sieht man intensiv gelb gefärbte Fasern noch in vollständiger Kontinuität, aber in ihrem Querdurchmesser auf ein Minimum reduziert liegen. Auch viele Kerne scheinen der Degeneration anheimzufallen. Ihre Größe ist ebenfalls merklich verringert, ihr Chromatin erscheint zusammengeballt und fast homogen. Nur an einigen dickern Fasern ist das stark gefaltete Sarcolemma noch erhalten. An vielen Stellen ist keine Spur der Muskelfasern mehr zu sehen. Der Inhalt der noch vorhandenen Körnchenkugeln ist fast ausschließlich violett gefärbt. Allem Anschein nach löst sich die Muskulatur des Mitteldarmes der Larve zum großen Teil restlos auf und werden

die Auflösungsprodukte (jedoch keine Sarcolyten) von den Körnchenkugeln aufgenommen und schließlich zu den violett gefärbten Körperchen umgebildet, mit welchen sie fast vollständig vollgestopft erscheinen. Freie Zellen, welche diesen charakteristischen Inhalt nicht aufweisen, sind nur ganz vereinzelt anzutreffen.

14. Puppe am 10. Tage.

Die im allgemeinen hochcylindrischen Zellen des Mitteldarm-epithels enthalten nur noch ganz vereinzelt die im vorigen Stadium auftretenden Vacuolen. Die basale Linenschicht ist meistens verschwunden, und an Stelle der parallelen Fäden ist eine feinmaschige Anordnung des Linoms getreten; doch erhalten sich die basalen Fäden stellenweise in einer Form, welche vermuten läßt, daß sie sich den Seitenwänden zuneigen und mit diesen und untereinander verklebt werden. Die Zellwände laufen dann nach der Basis sich allmählich verbreiternd in einen Pinsel feiner Fäden aus, welche sich auf die Basalmembran stützen. — Jenseits der Kerne ist das Sarc stark aufgelockert und von zahlreichen oft großen Hohlräumen durchsetzt, deren Inhalt auf den Präparaten nicht erhalten ist. An der Oberfläche findet sich wieder eine Schicht feiner, mehr gelblich gefärbter Körnchen. Der Stäbchensaum und seine Körnerreihe haben sich unverändert erhalten.

Am meisten fällt das veränderte Aussehen der Kerne auf, welche sich nur zum geringen Teil noch in dem Zustande des vorhergehenden Stadiums befinden. Ihr chromatischer Inhalt zieht sich zentripetal von der infolgedessen deutlich hervortretenden Kernmembran zurück. Bald bleiben die Körnchen des Chromatins als solche noch erkennbar, bald erscheint der färbbare Kerninhalt fast homogen, jedoch nicht in Form chromatolytischer Zustände. Gleichzeitig mit dieser Veränderung erfährt die früher regelmäßige Lagerung der Kerne im Sarc eine Störung.

Die Reste der Muscularis erhalten sich in Form nicht mehr mit Pikrinsäure, sondern mit Säurefuchsin gefärbter zarter Fasern, welche nur noch vereinzelt zwischen den Körnchenkugeln angetroffen werden. Auffallend ist, daß diese Faserreste zwar kleine, aber doch wohlentwickelte Kerne enthalten, an welchen keine Spur von Degeneration bemerkbar wird. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese Kerne die Auflösung der Fasern überdauern und daß sie zum Teil mit denjenigen kleinen Kernen identisch sind, welche man jetzt frei

oder einem Faserrest anliegend in der Hämolymphe der Umgebung des Mitteldarmes antrifft.

15. Puppe am 11. Tage.

Die Epithelzellen sind niedriger und breiter, stellenweise sogar wieder kubisch geworden. Die Zellgrenzen treten nicht so scharf hervor wie früher, weil das ganze Sarc ein dichteres, vorwiegend sehr feinmaschiges Gefüge besitzt. Die runden Kerne lassen wieder eine gleichmäßige, den ganzen Kernraum ausfüllende Anordnung ihrer zahlreichen und kleinen Nucleochondren erkennen. Die der Oberfläche benachbarte Schicht ist unverändert; an der Basis zeigt das Sarc mancher Zellen dasselbe Verhalten wie im vorhergehenden Stadium, während andere Zellen die Sarcolinschicht noch früherer Stadien wieder aufweisen. Längsfalten fehlen dem Epithel.

Der Zustand der Entopleura ist unverändert.

16. Puppe am 12. Tage.

Da, wie auch dieses Stadium lehrt, die Höhe der Epithelzellen nicht nur individuell, sondern auch in verschiedenen Abschnitten desselben Mitteldarmes innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwankt, während die Veränderungen, welche die Zellen sonst noch erleiden, nicht eigentlich zu Neubildungen führen, werden wir alle diese Veränderungen in der Form, Größe und dem cytologischen Bau nicht als Entwicklungszustände ansehen können. Daß die Zellen secretorisch oder resorbierend tätig sind, ist zwar aus dem Auftreten der basalen Vacuolen und vielleicht auch der oberflächlichen Körnchenzone zu schließen, welche ein bald dichteres, bald sehr lockeres Gefüge zeigt. Ausgetretene Secrete aber als solche nachzuweisen, stößt wegen der Anwesenheit des gelben Körpers auf Schwierigkeiten. Die den Stäbchensaum oft verdeckende oder ihm unmittelbar aufliegende Schicht basophiler sowie die weiter zentralwärts gelegenen acidophilen Körnchenmassen können nämlich sowohl dem ausgetretenen Secret als auch Zerfallsprodukten des gelben Körpers entsprechen, dessen Zellen zum großen Teil noch immer Kerne und Vacuolen mit acidophilem (Pikrinsäure) Inhalt besitzen. Daß der gelbe Körper peripherisch stärker aufgelöst ist als zentral, spricht allerdings für die Einwirkung von Secreten des jungen Epithels, welche nicht so schnell in die kompakte Masse des Larvenepithelstranges eindringen können, weil eine die Inhaltsmasse be-

wegende Peristaltik des Mitteldarmes während der Reduktion der Muscularis nicht stattfindet.

An den Epithelzellen findet sich keine Veränderung, welche auf einen für die letzten Stadien noch nicht beschriebenen Zustand derselben schließen ließe.

Von der Muscularis ist außer den gekernten Faserresten des vorigen Stadiums nichts mehr vorhanden. Obwohl die Kerne sehr klein sind, erscheint die Faser, der sie angehören, doch in ihrem Bereich knotig aufgetrieben, sodaß also eine noch weiter gehende Reduktion der Faserreste stattgefunden hat. Diese als Sarcolyten aufzufassen nehme ich deshalb Anstand, weil die Fasern in beträchtlicher Ausdehnung verfolgt werden können und mehrere in größern oder geringern Abständen voneinander liegende Kerne enthalten. Man kann in Zweifel sein, ob sich dieser Zustand der Muskeln direkt an den im vorigen Stadium beobachteten anschließt, ob es sich in den Fasern also um Muskelfaserreste handelt oder ob inzwischen eine noch weitergehende Reduktion stattgefunden hat, welche zunächst zur Ausbildung von einkernigen Myoblasten führte, die nun erst die jetzt auftretenden Fasern aus sich hervorgehen ließen. Freie Muskelkerne vermochte ich als solche mit Sicherheit nicht nachzuweisen; denn die wenigen freien Zellen, welche außer den Körnchenkugeln in der Entopleura liegen, geben sich nicht als solche zu erkennen und können ebensowohl freie Zellen anderer Natur sein. — Die Anzahl der Körnchenkugeln ist noch mehr zurückgegangen. Sie enthalten nur noch violett gefärbte Einschlüsse.

17. Puppe am 13. Tage (Fig. 25).

Während das Sarc der Epithelzellen keine abweichenden Verhältnisse erkennen läßt, nur die Hauptachsen der Zellen auffallend stark gestreckt erscheint, während die Zellgrenzen sich basal und distal in der Weise aufspalten, wie es in Fig. 25 dargestellt ist, befinden sich die Kerne in einem Zustande, welcher noch nicht zur Beobachtung kam. Abgesehen von ihrer unregelmäßigen Lagerung, hat ihr Chromatin eine fast homogene Beschaffenheit angenommen, und nur selten sind noch Nucleochondren zu erkennen. Die Kerne stimmen also in dieser Hinsicht mit jenen der 10 Tage alten Puppe überein, doch zieht sich der färbbare Inhalt nicht, wie dort, von der Kernmembran zurück sondern füllt den Kernraum vollständig aus.

Die Muscularis macht den Eindruck der Weiterentwicklung. Bemerkt sei übrigens, daß sich einige starke Längfasern während der Auflösung der übrigen Muscularis intakt erhalten und ihr Sarcolemma nicht verloren haben, wie denn die Reduktion der Ringfasern überhaupt viel weiter geht als die der Längfasern. Die erstern liegen jetzt noch ohne Sarcolemma und ohne Spuren von Fibrillen mit Säurefuchsin stark tingiert der Basalmembran eng an, also an einer Stelle, welche früher ausschließlich von Körnchenkugeln eingenommen wurde. Der Zuwachs ihres Querdurchmessers ist daran zu erkennen, daß die Fasern zwischen den Kernen nicht mehr oder doch nicht mehr überall eingeschnürt erscheinen. Die Muskelkerne sind mäßig langgestreckt und reich an distinkten Chromatinkörnchen.

Daß die Ringmuskeln der Auflösung in höherm Grade anheimfallen als die Längfasern, erklärt sich wohl aus der starken Verkürzung, welche der Mitteldarm während der Nymphose erfährt. Der Darm der Puppe (welcher mit dem Imaginaldarm identisch ist) ist für seine Bedürfnisse mit einem viel zu starken Muskelmantel umgeben, welcher zwar an dem langen und voluminösen Larvendarm vollkommen an seinem Platze war, für den Mitteldarm der Puppe aber überflüssig und unzweckmäßig erscheint. Daher wird ein Teil der Fasern vollständig aufgelöst, der andere macht nur eine Umbildung durch. Die Körnchenkugeln haben sich aus dem Bereich der Muskeln stellenweise schon ganz zurückgezogen und finden sich jetzt reichlich im Fettkörper.

18. Puppe am 14. Tage.

Am 14. Tage der Puppenperiode findet man in vielen Fällen den Darm in lebhafter Secretion, welche nunmehr mit vollkommener Sicherheit konstatiert werden kann. Die Epithelzellen sind nicht nur in verschiedenen Mitteldarmbezirken von ungleicher Höhe, sondern es treten auch hier und da Längsfalten auf, welche jedoch nur eine geringe Höhe erreichen. Die Beschaffenseit der Kerne erinnert zwar noch an das nächstvorhergehende Stadium, aber die Nucleochondren sind wieder überall als solche zu erkennen. Das Sarc erscheint an der Basis und an der Oberfläche dicht und namentlich an letzterer feinkörnig. Die mittlere Zellpartie dagegen, in welcher der Basis mehr genähert die Kerne liegen, läßt ein deutliches polygonales Maschenwerk mit Chondren erkennen, verhält sich also ebenso wie auf frühern Stadien. Die Räume zwischen dem maschigen Linom sind auf den Präparaten leer. Der Stäbchensaum und die Basal-

körnerreihe sind deutlich zu erkennen. An manchen Stellen treten ähnliche Secretkugeln aus den Zellen ins Lumen wie wir sie schon im Larvendarm und im vordern Teil des jungen Puppenmitteldarmes kennen gelernt haben. Da diese Kugeln sich längere Zeit zwischen dem Epithel und dem gelben Körper erhalten, sind sie von den Zerfallsstoffen des Larvenepithels leicht zu unterscheiden.

In dem Epithel treten, jedoch stets nur stellenweise, große, körnelige, basophile Klumpen auf, welche sich stets über mehrere Zellen erstrecken und deren Natur mir unverständlich ist. Sie lösen sich vom Epithel los und gelangen an die Peripherie des gelben Körpers, wo sie unverändert liegen bleiben, sodaß sie mit den im Epithel gelegenen leicht identifiziert werden können. Diese Klumpen verteilen sich im Epithel entweder regellos auf die ganze Darmwand oder treten nur an zwei einander gegenüberliegenden Epithelstreifen auf. Zuweilen schieben sie sich auch zwischen das Epithel und die Basalmembran ein. Ich glaube fast, daß es sich in diesen Bildungen nicht um normale Bestandteile des Epithels handelt. Sie machen den Eindruck verquollener Massen, welche vielleicht erst unter der Einwirkung der Konservierung entstanden sind. Vereinzelt wurden sie auch in dem Mitteldarm jüngerer Puppen gefunden.

Das Aussehen der Entopleura ist unverändert.

19. Puppe am 15. Tage.

Die Oberflächenkörnerzone ist zum Teil ganz, zum Teil weniger vollständig verschwunden, und die Secretion ruht. Die Kerne zeigen wieder das frühere Verhalten und sind sphärisch. Sie enthalten gleichmäßig und fein verteilte Nucleochondren oder werden noch zum Teil im Zustande der beiden vorausgehenden Stadien angetroffen. Wie früher schon, findet man auch hier vereinzelte Epithelzellen, welche nach der Oberfläche wandern und sich aus dem epithelialen Verbande lösen.

Aus der Entopleura sind die Körnchenkugeln fast vollständig verschwunden. Die mit Säurefuchsin gefärbten Muskelfasern haben an Stärke kaum zugenommen und zeigen noch keine Differenzierung.

20. Puppe am 16. Tage.

Die Faltenbildung tritt stellenweise im Epithel schon deutlicher hervor, erstreckt sich aber nicht über den ganzen Mitteldarm. Die durchweg hoch cylindrischen, schlanken Zellen stehen häufig so dicht gedrängt, daß die sphärischen Kerne einander ausweichen müssen.

In der eigentlichen Kernzone finden sich keine Kerne mehr, deren Chromatin denselben Zustand zeigt wie bei der 13 Tage alten Puppe. Doch findet man diejenigen Kerne in diesem Zustand, welche aus der Kernreihe nach der Oberfläche gerückt sind und deren zugehöriger Zelleib birnförmig erscheint und ein dichteres Sarc besitzt. Diese Zellen scheinen aus dem epithelialen Verbande ausgestoßen zu werden.

Das dichte Linom der basalen Sarschicht reicht in der Regel bis zu den Kernen und enthält mit Säurefuchsin färbbare Chondren, welche man vielleicht als die genetische Vorstufe des Secrets ansehen kann. In der maschigen Mittelschicht zeigen sich vereinzelte größere Vacuolen ohne erkennbaren Inhalt. Die oberflächliche Körnchenschicht ist schwach entwickelt und blaßrötlich gefärbt. Die Secretkugeln haben sich aufgelöst, der Stäbchensaum ist fast überall durch einen Streifen basophiler und acidophiler Körnchen verdeckt.

An manchen Stellen findet man im Epithel Hohlräume, welche von ihrer Basis bis zu ihrer Oberfläche von Zellen umfaßt werden, die ihre normale Lage nur insofern verloren haben, als sie von dem Inhalt dieses Hohlraumes nach allen Seiten auseinandergedrängt worden sind, ohne jedoch den Kontakt mit der Basalmembran verloren zu haben und ohne daß Körnerreihe und Stäbchensaum eine Unterbrechung erfahren haben. In diesem Hohlraum trifft man im Querschnitt 4—5 Zellen, welche den Kontakt mit der Basalmembran und der Epitheloberfläche aufgegeben haben und dicht gedrängt liegend eine unregelmäßige Gestalt annehmen. Ihre Kerne gleichen vollkommen jenen der Epithelzellen, und auch der Bau ihres Sarc kennzeichnet sie als solche. Es wäre möglich, daß diese Zellenmester eine körnelige Degeneration erfahren und zu den früher erwähnten basophilen körneligen Klumpen werden, welchen sie der Lage nach entsprechen. Da ich Übergangsstufen zwischen beiden nicht aufgefunden habe, hat das Gesagte nur den Wert einer Vermutung. Übrigens finden sich die körneligen Klumpen, welche für die 14 Tage alte Puppe beschrieben wurden, auch hier wieder.

Die noch immer spärlichen Muskelfasern zeigen dasselbe Verhalten wie auf dem vorhergehenden Stadium. Die Körnchenkugeln lassen eine gesteigerte Violettfärbung ihrer Einschlüsse erkennen.

21. Puppe am 17.—20. Tage.

Am 17. Tage der Puppenperiode finde ich das Epithel in demselben Zustande wie am 13. Tage, sodaß die bisher beobachteten

Veränderungen wiederkehren und Funktionszustände, keine Entwicklungsstufen bezeichnen. Einige Zellen stoßen Secretkugeln ab. — Aus der Entopleura sind nunmehr die Körnchenkugeln vollständig verschwunden. An den Muskelfasern tritt ein zartes Sarcolemma auf.

Die Tiere, deren Därme während der Zeit vom 18. bis zum 20. Tage zur Beobachtung vorlagen, zeigten, aus der Puppenhaut herauspräpariert, schon äußerlich vollständig die Imaginalform. Auch der Mitteldarm stimmte in seinem Bau bei allen Stadien dieser letzten Zeit der Puppenperiode überein insofern, als kein Zustand des Epithels beobachtet wurde, welcher nicht schon für eine jüngere Puppe hätte beschrieben werden können. Am 20. Tage befand sich z. B. das Epithel an manchen Stellen wieder in der Phase der Secretausscheidung. So wenig, wie während des größten Teiles der Puppenzeit das Epithel eine Entwicklung durchmacht, welche mit der Ausbildung des Stäbchensaumes als abgeschlossen gelten kann, so wenig wird eine Weiterbildung des Epithels während der 3 letzten Tage der Puppenperiode beobachtet.

Der gelbe Körper ist nur stellenweise ganz zu einem körneligen Detritus aufgelöst und läßt vielfach noch die Kerne, ja stellenweise Zellen in epithelialer Anordnung erkennen.

An der Muscularis treten im Laufe dieser Zeit die Fibrillen deutlich hervor, ohne daß es gelingt, an den zarten Fasern auch die Querstreifung schon nachzuweisen. Die Zunahme des Querdurchmessers der Fasern ist gering. An Stelle der Körnchenkugeln treten freie Zellen auf, wie man sie in der Umgebung des Darmes der Larve und Puppe vor dem Erscheinen der erstern überall findet.

22. Darm der Imago (Fig. 26).

Die ersten Imagines erhielt ich nach 21tägiger Puppenruhe, die letzten am 26. Tage. Bei der jungen Imago zeigt der Mitteldarm folgendes Verhalten:

Das Larvenepithel füllt in Gestalt des gelben Körpers noch den Mitteldarm und wird später in Form jener Flüssigkeit entleert, welche die Lepidopteren, wie bekannt, nach dem Ausschlüpfen aus der Puppenhaut durch die Afteröffnung ausspritzen. Durch die Secretionen während der Puppenperiode, hauptsächlich durch die letzten, ist das Larvenepithel zu einem körnelig-scholligen Detritus aufgelöst, welcher seine ursprüngliche Zusammensetzung jetzt nicht mehr erkennen läßt, während wenige Tage früher noch Kerne und

Epithelstrecken in wenig veränderter Form nachgewiesen werden konnten.

Das Epithel der Imago ist mit dem der Puppe identisch. Die Mitteldarmwand erfährt nur bei der Imago eine stärkere, wenngleich unregelmäßige Längsfaltenbildung. Die Unregelmäßigkeit dieser Faltenbildung spricht sich einmal darin aus, daß die Falten sich nicht durch die ganze Länge des Darmes erstrecken, sondern unterbrochen erscheinen und daß sie auf einer Seite ganz fehlen können, womit dann die geringe Höhe des Epithels Hand in Hand zu gehen pflegt. An dieser verhältnismäßig dünnen Darmwand beobachtet man gelegentlich bruchsackartig nach außen gerichtete Vorstülpungen, welche vielleicht erst durch die Konservierung hervorgerufen werden; jedenfalls gestattet die schwach entwickelte, weite Lücken aufweisende Muskelpleura derartige Bildungen.

Auf demselben Querschnitt können die Zellen der einen Wandpartie kubisch, ja platt sein, und an dieser Wandstelle treten dann die bruchsackartigen Längsfalten auf, während durch allmähliche Übergänge vermittelt die Zellen der gegenüberliegenden Wand hochcylindrisch sind und sich stellenweise auf schwach einspringenden und soliden Falten anordnen. Als solide bezeichne ich diese Falten mit Rücksicht darauf, daß sie keinen Hohlraum der Leibeshöhle einschließen, weil sich die äußern Faltenwände fest gegeneinander legen. Auch die Querfaltenbildung ist nur schwach und meist auf den Anfang und das Ende des Mitteldarmes beschränkt.

Der feinere Bau der Zellen gestaltet sich wie folgt: die sphärischen oder etwas oblongen Kerne liegen etwa in der Mitte der Zellen oder der Basis etwas mehr genähert. Das Verhalten ihres chromatischen Inhaltes scheint mit dem Zustande der Zelle derart zu wechseln, daß in den ruhenden Zellen sich die Nucleochondren gleichmäßig im Kern verteilen und eine ungefärbte achromatische Substanz, welcher sie eingebettet sind, deutlich zur Beobachtung kommt. In den mit der Secretbildung und -ausstoßung beschäftigten Zellen dagegen erscheint der Kern homogen; auf welcher von folgenden beiden Möglichkeiten dieses Aussehen beruht, lasse ich unentschieden: entweder breitet sich das Nuclein diffus im ganzen Kerne aus, oder der sonst ungefärbte Kerninhalt nimmt gleichfalls und zwar in dem Grade Farbstoff auf, daß die Nucleochondren nicht mehr hervortreten.

An vielen Stellen der Epitheloberfläche bemerkt man, daß sich jede Zelle konvex gegen das Darmlumen vorwölbt, sodaß dann die

Komponenten des Stäbchensaumes nicht mehr parallel gelagert sind, sondern divergieren. Gleichzeitig sieht man aus diesen Zellen Secretkugeln austreten, deren körneliger, mit Säurefuchsin blaß gefärbter Inhalt durch ein zartes peripherisches Häutchen zusammengehalten wird. Allem Anscheine nach besteht dieses Häutchen aus verklebten Körnchen. Die Kugeln lösen sich von der Zelle, ohne den Stäbchensaum und die Basalkörnerreihe zu zerstören, welche dieselbe Beschaffenheit zeigen wie während der Puppenperiode.

Die Zellen sind durch deutliche Grenzen geschieden und gleich dem Linom mit Säurefuchsin gefärbt. Das Gerüst ist bald durch zahlreiche rot gefärbte Körnchen vollständig verdeckt, bald füllen diese Chondren die Maschen desselben nur unvollkommen aus oder fehlen fast ganz; dann können größere scheinbar leere Räume entstehen, welche namentlich bei den Zellen beobachtet werden, welche Kerne mit distinkten Nucleochondren enthalten. An der Basis des Epithels finden sich, wie in den meisten Puppenstadien, auch bei der Imago nur ganz vereinzelt kleine Kerne, welche bei dem kurzen Leben des ausgebildeten Insects (das keine Nahrung aufzunehmen scheint) als Ersatz einer kontinuierlichen Abstoßung einzelner Zellen kaum noch in Frage kommen dürften.

Die stark rot gefärbte Basalmembran ist nicht stärker entwickelt als bei der Puppe und wird von den Seitenwänden der Epithelzellen erreicht. Eine basale, aus parallelen Linen gebildete Schicht, wie sie zu verschiedenen Zeiten der Puppenperiode auftritt, wurde bei der jungen Imago nicht bemerkt. Basal und an der Oberfläche lösen sich die seitlichen Zellwände häufig, wie es schon bei der Puppe beobachtet wurde, deutlich in pinselartig divergierende feinste Fäden auf, deren Enden einerseits der Basalmembran, andererseits der Körnerreihe des Stäbchensaumes anliegen.

Die Muskulatur bleibt in dem Zustande, den sie bei der alten Puppe schon erkennen ließ, nur läßt sich hier und da eine undeutliche Querstreifung nachweisen, die jedoch an der Mehrzahl der zarten Fasern nicht in Erscheinung tritt. — Die Muskelfasern der Imago sind jenen der Larve gegenüber mehr der Anzahl als ihrem Querdurchmesser nach reduziert.

Zusammenfassung.

1. Epithelwand.

Aus dem langen und voluminösen Mitteldarm der Larve geht unter kontinuierlicher Verringerung der Länge und des Querdurchmessers der Darm der Puppe hervor, indem das gesamte Larvenepithel abgestoßen wird, um in Gestalt des sogenannten gelben Körpers einer langsamen Auflösung anheimzufallen, welche erst gegen das Ende der Puppenperiode soweit vorgeschritten ist, daß Reste von Zellen und Kernen nicht mehr nachzuweisen sind.

Vor dem Beginn der Abstoßung des Larvenepithels wird der Mitteldarm vollständig entleert. Eine Füllung seines Lumens mit Luft wird nicht beobachtet, weshalb seine Wände kollabieren. Unter Ausbildung basaler Vacuolen (basal mit Rücksicht auf das Larvenepithel) wird das Epithel auf seiner Unterlage gelockert. Diese letztere besteht aus dem jungen Epithel, dessen Elemente von imaginalen Zellen abstammen. Die Ablösung erfolgt allmählich, nicht plötzlich, indem die Vacuolenwände zerreißen.

Die Basalmembran löst sich auf. An ihre Stelle tritt vorübergehend eine kernhaltige bindegewebige Schicht (Grenzlamelle), welche statt der Basalmembran die Form der noch zarten Darmwand unverändert erhält. Später wird eine neue Basalmembran gebildet, während die Grenzlamelle allmählich verschwindet.

Die Zellen des jungen Epithels wachsen unter ungleichmäßiger, d. h. nicht im ganzen Darm gleichen Schritt haltender Differenzierung zum Teil zu flaschenförmigen oder cylindrischen Formen heran, zum Teil bleiben sie jedoch kubisch oder auch platt. Diese schon während der letzten Larvenstadien beginnende Differenzierung erreicht ihren Abschluß erst nach der Verwandlung des Tieres in die Puppe und zwar am vordern Ende des Mitteldarmes schon am ersten Tage der Puppenperiode, an den übrigen Darmteilen erst später.

Das Ende der morphogenetischen Differenzierung wird durch das Auftreten eines Stäbchensaumes mit zugehöriger Basalkörnerreihe sowie durch die beginnende Secretausscheidung bestimmt. Das Epithel der Puppe ist von dem der Larve verschieden.

Das Puppenepithel wird nicht, wie bei *Cybister*, nach vorhergehender secretorischer Tätigkeit ebenfalls abgestoßen, sondern es verharrt unter mehrfachen Veränderungen seiner cytologischen Struktur, um direkt zum Epithel des imaginalen Darmes zu werden.

Die beobachteten Veränderungen sind nicht morphogenetischer Natur, sondern stehen im Zusammenhang mit dem wechselnden Funktionszustand der Mitteldarmzellen, welche periodisch in eine Secretionsphase eintreten, welche sich während der Puppenruhe mehrfach wiederholt.

2. Entopleura.

Indem die epitheliale Mitteldarmwand sich zusammenzieht, werden die Maschen des Muskelnetzes in ihrer Umgebung enger, ohne daß die Muskelfasern zunächst Veränderungen ihres feinem Baues erkennen lassen. Sie bilden im Verein mit der Grenzlamelle einen festen Mantel um das in der Abstoßung begriffene Epithel. In der Umgebung dieses Mantels wird eine nicht konstant auftretende seröse Hülle bemerkt. — Am 1. Tage der Puppenperiode sind nur noch Reste der ursprünglichen Querstreifung nachzuweisen; wo sie fehlt, scheint eine Verlagerung auch der peripherischen Myofibrillen axialwärts stattgefunden zu haben, während eine Veränderung in der Färbbarkeit der Mantelzone zum Ausdruck kommt, welche sich später auflöst. — Am 2. Tage der Puppenperiode treten außerhalb der Muscularis freie vorwiegend sphärische Zellen in gesteigerter Anzahl auf, ohne daß augenfällige Beziehungen zwischen ihnen und der Muskulatur bemerkt werden können. Letztere hat sich nicht sehr verändert, nur fehlt ihr jetzt die Querstreifung durchweg.

Am 3. Tage treten vereinzelte Chromatolyten auf, welche eine beschränkte Kerndegeneration verraten, die am 4. Tage an Umfang gewonnen hat. Gleichzeitig zeigen sich zwischen den Muskelfasern die ersten „Körnchenkugeln“; sie enthalten vorwiegend gelb, seltener rot gefärbte Einschlüsse. Von einer aktiv phagocytären Einwirkung der freien Zellen auf die Myen ist nichts zu bemerken.

Am 5. Tage, an welchem eine sehr starke Vermehrung der Körnchenkugeln konstatiert werden konnte, enthalten diese außer den gelben und roten auch blaßviolette Einschlüsse. Die auf dünne Fäden reduzierten Myen bewahren ihre Kontinuität und zerfallen nicht in Sarcolyten (die man vielleicht besser als Myolyten bezeichnen und von den Sarcolyten = Plasmolyten, den Zerfallsprodukten des Sarcos oder Plasmas anderer Zellen unterscheiden sollte), lassen auch ihren fibrillären Bau noch erkennen, während das Sarcolemma sich aufgelöst hat.

Am 9. Tage sind nur noch die Fasern nachweisbar, welche sich bis zum Imaginalzustand erhalten, also die imaginalen Myen

repräsentieren. Alle übrigen sind aufgelöst, ohne daß eine Aufnahme geformter Reste ihres Körpers von seiten der Körnchenkugeln beobachtet wurde; daher sind diese nicht eigentlich als Phagocyten zu bezeichnen, weil sie, wie alle Zellen, unter Aufnahme flüssiger Stoffe sich und ihre Einschlüsse aufbauen. Letztere sind jetzt durchweg violett gefärbt.

Mit der teilweisen (Reduktion) oder vollständigen Auflösung der Myen hört die Bildung anders gefärbter Einschlüsse in den freien Zellen auf. Die imaginale Muskulatur entsteht aus Resten der Muskelfasern des Larvendarmes. Die Anzahl der Körnchenkugeln geht beständig zurück, während vom 12. Tage der Puppenperiode an die Fasern wieder eine progressive Entwicklung, aber keine Vermehrung erkennen lassen.

Am 17. Tage sind die Körnchenkugeln aus der Umgebung des Darmes vollständig verschwunden: später treten in den Myen Fibrillen auf, und schließlich sind bei der jungen Imago auch wieder Querstreifen zu erkennen. Die Kerne der imaginalen Muskulatur sind im allgemeinen kleiner, der Faserquerschnitt wenig, die Anzahl der Myen erheblich geringer als am Larvendarm. Die Reduktion der Myenanzahl hängt mit der verschiedenen Länge und Ausdehnung des larvalen und imaginalen Mitteldarmes zusammen.

C. Enddarm.

1. Erwachsene fressende Larve.

Am Enddarm der Larve kann man nach dem histologischen Bau folgende Abschnitte unterscheiden: Unmittelbar an der Grenze des hintern Mitteldarmendes liegt der hintere Imaginalring (Fig. 28): er bildet eine in das Lumen vorspringende Querfalte, deren Zellen auf der Faltenfirste langgestreckt und hoch erscheinen, nach der Faltenbasis aber schnell niedrig werden. Die Oberfläche der Zellen ist breit, ihre Seitenwände konvergieren nach der Basis und laufen in einen Strang aus. Diese Ausläufer verbinden sich mit jenen benachbarter Zellen und bilden eine gemeinsame Basis für das Epithel des Imaginalringes. Da sich die Zellen nach der Grundfläche zu schneller verjüngen, als es durch die Raumverhältnisse bedingt wird, sind sie durch mehr oder minder weite Intercellularlücken voneinander getrennt. Auf Querschnitten erscheint das Bild etwas anders, indem namentlich die Intercellularlücken fehlen (Fig. 28), sodaß die

Zellen anscheinend (wenn es sich nicht um Schrumpfungslücken handelt) in geschlossenen Querreihen stehen, welche durch Spalträume voneinander getrennt sind. Da aber auch auf Querschnitten zuweilen die für die Längsschnitte beschriebene Anordnung angetroffen wird, so scheint es sich in der Tat in den Intercellularlücken um sekundär entstandene Schrumpfungsräume zu handeln. Der Imaginalring wird durch Längsfalten in zahlreiche Lappen zerlegt. An der Oberfläche bleiben seine Zellen stets durch eine gemeinsame plasmatische Schicht miteinander verbunden, welche von einer schwachen chitinösen Intima gegen das Darmlumen abgegrenzt wird. Der Bau des Sarcos ist fädig-vacuolär, seine Färbbarkeit (Säurefuchsin) gering. Die Kerne sind komparativ arm an Chromatin, häufig ist nur die Kernmembran mit Nucleinkörnchen belegt. Sie liegen der Zelloberfläche genähert.

Der Imaginalring selbst ist ebenso arm an Muskeln wie der Mitteldarm. Erst da, wo er sich in den zweiten Enddarmabschnitt fortsetzt, beginnt ein nach hinten an Stärke zunehmender Ringmuskelbelag, welcher bald sein Maximum erreichend, den Abschnitt, welchem es angehört, als Sphincter kennzeichnet. Die Muskeln zeigen den gewöhnlichen Bau der Myen, eine zentrale oft recht starke Sarcachse und periphere, im Querschnitt mit ihrer längsten Achse senkrecht auf dem Sarcolemma stehende Myofibrillenbündel, deren Querstreifung einfach ist und oft stark zurücktritt.

Der vom Imaginalring bis zum Sphincter reichende und den letztern als sein Ende mitenthaltende Abschnitt kann als zweiter Teil des Enddarms unterschieden werden. Seine Intima ist vorn nur wenig stärker als im Imaginalring, verdickt sich aber im Sphincter merklich. Sein Epithel erscheint im vordern Teil auf Längsschnitten zellenarm und platt, doch wölben die Kerne das Sarc von Strecke zu Strecke buckelartig nach außen vor. Eine Basalmembran fehlt und wird durch die Zellmembranen selbst repräsentiert. Auf Querschnitten (Fig. 29) stehen die Zellen dichter, woraus sich ergibt, daß ihr der Darmachse parallel verlaufender Durchmesser länger ist als der auf diesem senkrecht stehende. Der Chromatingehalt der Kerne ist bei den verschiedenen Objekten und den Kernen desselben Objekts zu verschieden, als daß sich bestimmte Angaben machen ließen. — Die Längsfaltenbildung ist reichlich, aber nicht tief.

Nach dem Sphincter zu werden die Zellen schnell höher (Fig. 29) und stehen dichter. Im Sphincter selbst (Fig. 27) haben sie ein blasiges oder vacuoläres Aussehen, ihre Kerne nehmen entsprechend

der Zellgröße an Ausdehnung zu, sind aber arm an Chromatin. Weiter hinten gehen sie unvermittelt in den dritten Abschnitt des Enddarmes über. Die Intima nimmt im Sphincter ebenfalls eine andere Beschaffenheit an, indem sie sich mit meist gelb (Pikrinsäure) färbaren Zähnchen von ähnlicher Beschaffenheit wie im Ösophagus bedeckt, welche jedoch hier weit schwächer entwickelt sind als dort und sehr dicht stehen. Das Chitin der Intima färbt sich im Gegensatz zu den Zähnchen rot. Übrigens sei hier nachträglich bemerkt, daß auch an der Intima des Imaginalringes gelegentlich eine Struktur bemerkt wurde, welche ihrer Zartheit wegen schwer zu deuten ist, aber den Eindruck sehr kleiner Borsten von der Art der Sphincterborsten machen kann. Möglicherweise aber handelt es sich hier um schief tangential getroffene Partien einer oberflächlichen fein gefalteten Intimalamelle, auf deren Vorhandensein auch ein Saum zersplitterter Massen bei andern Objekten hinzuweisen scheint. Eine definitive Darstellung dieser Bildungen zu geben ist mir zurzeit nicht möglich.

Wo das Sarc der Sphincterepithelzellen nicht von Vacuolen unterbrochen ist, zeigt es eine dichte und feine, aber wenig regelmäßige Streifung, deren Komponenten, gelb färbbare Linien, von der Basis bis zur Oberfläche verlaufen. An andern Stellen dagegen erscheint das Sarc äußerst fein granuliert, fast homogen, und Fäden sind nur undeutlich hier und da zu unterscheiden. In der Umgebung des Kerns tritt eine Zone oder öfter eine der Zelloberfläche zugewendete Kappe fuchsinophiler Körnchen auf, welche, niemals auffallend reichlich und selten dicht gedrängt, meist in lockerer Lagerung und spärlich angetroffen werden und auch ganz fehlen können. Ob diese Chondren mit den basophilen Körnermassen irgendwelchen genetischen Zusammenhang haben, welche gleich noch erwähnt werden sollen, muß eintweilen dahingestellt bleiben. — Die wie die Sarcolinen sich gelb färbenden Zellmembranen sind sehr deutlich entwickelt und geben den Zellen ihren blasenartigen Charakter (Fig. 27). Die typische Sechsteiligkeit des Proctodäums tritt hier klar hervor durch die Entwicklung von 6 Hauptlängsfalten und 2 kleinen Längsfalten zwischen je 2 dieser Hauptfalten. Während der vordere Sphincterteil den beschriebenen Bau zeigt (es ist hier nur der Sphincter im engern Sinne, nicht der ganze zweite Enddarmabschnitt gemeint), kommen an seinem hintern Ende drei glatte, einspringende Hauptfalten und dazwischen ein

Komplex kleiner, wenig regelmäßiger Falten zur Entwicklung (Fig. 27).

Nach innen von der Intima des Sphincterabschnittes findet man eine Zone stark basophiler Körnchen (Fig. 27) in ziemlich regelmäßiger Lagerung. Welcher Herkunft diese Körnchen sind, ob sie der Intima sekundär angelagert wurden oder in den Epithelzellen entstanden sind, läßt sich nicht entscheiden.

Die Muskeln setzen sich im Sphincter wie im Vorderdarm, zwischen den Zellen des Epithels hindurchtretend, an die Intima an, welche an den Stellen der Faserinsertion sehnige Ausläufer zwischen die Epithelzellen entsendet.

Von dem hintern Sphincterabschnitt geht jederseits eine Ausstülpung aus, welche im wesentlichen denselben Bau zeigt wie die Sphincterwand und eine eigne Muskelpleura besitzt. Die Borsten fehlen an der Intima dieser beiden Kanäle, welche en miniature im Querschnitt den Bau des Darmabschnittes wiederholen, in welchen sie einmünden. Ihre Wand ist längsgefaltet, doch wird jede Faltenwand meist nur von einer Zelle gebildet. Innere Längs- und äußere Ringmuskeln bekleiden die Kanäle und ermöglichen sowohl eine Peristaltik als auch den vollkommenen Abschluß gegen das Darm-lumen. Am distalen Ende nimmt das Epithel den Charakter eines Imaginalringes an, indem hier zahlreiche kleine dicht gedrängt stehende Zellen mit kleinen Kernen entwickelt sind. Hier münden in jeden Kanal die drei erweiterten Ausführungsgänge der Vasa Malpighii ein. Der Excretionsapparat kommuniziert demnach mit dem Darmlumen nicht an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm, sondern von dieser um die Länge des Imaginalringes und des ganzen zweiten Enddarmabschnittes getrennt. Lägen die beiden Einmündungsstellen weiter vorn, so müßten die Harnsecrete in den Mitteldarm gelangen. — In den jederseits drei speziellen Ausführungsgängen der Vasa Malpighii wird das Epithel platter, die Muskelpleura fehlt, die Zellen der Wand secernieren allem Anschein nach nicht. Die platten Zellen der eigentlichen secernierenden Abschnitte sind in ihrer histologischen Beschaffenheit schwer zu erkennen, da die Gefäße mit krystallinischen schwefelgelben (Eigenfarbe) Massen stark gefüllt sind. Die auffallenden Bewegungen der Vasa Malpighii konnten am lebenden chloroformierten Tier beobachtet werden, doch gelang es nicht, Myofibrillen nachzuweisen, sodaß, falls solche tatsächlich fehlen, die Bewegungen auf die Kontraktilität der secre-

torischen Zellen selbst zurückzuführen sind. Die Kerne der excretorischen Zellen sind verzweigt, die Zellen selbst platt.

Der Imaginalring hat das gleiche Kaliber wie das Mitteldarmende, und der eben beschriebene 2. Enddarmabschnitt verengt sich nur sehr allmählich nach hinten, sodaß makroskopisch die wirkliche Grenze zwischen Mittel- und Enddarm kaum festzustellen ist.

An den in der Regel geschlossenen Sphincter schließt sich ein dritter Abschnitt an, welcher als Dünndarm bezeichnet werden kann (Fig. 30, 31) und welchen der Darminhalt vor seinem Übertritt in das Rectum ballenweise passiert, sodaß nie der ganze Dünndarm gefüllt angetroffen wird. Die Abschnürung einzelner Ballen von der einheitlichen Inhaltsmasse des Mitteldarmes und der vordern Enddarmabschnitte geschieht also durch den Sphincter. — Die Quersalten des Dünndarmes sind ebensowenig konstant wie in dem vor dem Sphincter gelegenen Enddarmteil, vielmehr jedesmal bedingt durch die Masse und Lage des Inhalts. Die Längsfaltenbildung ist sehr reich und stark und im Gegensatz zu der sechszähligen Faltung des Sphincters unregelmäßig und ebenfalls von der Füllung abhängig. Der Querschnitt, welchem Fig. 30 angehört, enthält 18 Längsfalten und stellt den Darm in ungefülltem Zustande dar. Auch in diesem Abschnitt sind die Zellen verhältnismäßig platt, zeichnen sich aber im allgemeinen durch den größern Chromatinreichtum ihrer Kerne, welche eine recht erhebliche Größe erreichen, und durch die dichte und gröbere Streifung ihres Plasmas senkrecht zur Oberfläche den Zellen des 2. Enddarmschnittes gegenüber aus. Eine Körnchenzone in der Umgebung des Kerns wurde nicht beobachtet. — Vor dem Übergang in das Rectum werden die Dünndarmzellen größer und blasig (Fig. 31), und in ihrer Umgebung ist die Ringmuskulatur etwas stärker entwickelt, sodaß es hier zur Ausbildung eines zweiten schwachen Sphincters kommt, welcher den Übertritt des Dünndarminhaltes in das Rectum regelt. Dieser Abschnitt wurde mit seinem Ende in der Regel in das Rectum eingestülpt angetroffen, verhält sich also ähnlich wie der Kropf. Wie am Ende des vorhergehenden Abschnittes tritt auch hier die Sechsteiligkeit des Enddarmes durch die Entwicklung von 6 besonders starken Längsfalten nur am Ende des Dünndarmes auf. Die Verschiedenheit in der Struktur des Sarc und der Intima ist aus dem Vergleich der Figg. 30 u. 31 ersichtlich. Im Sarc tritt die Streifung der Dünndarmzellen ganz zurück und macht einer feinen homogenen Körnelung Platz. An der Intima kommt eine dickere Innenlamelle zur Aus-

bildung, welche dem ganzen Darmteil eine größere mechanische Festigkeit verleiht. Während man auf Grund ihres histologischen Charakters die gestreiften Dünndarmzellen als resorbierende ansehen darf, wird diese Funktion für die Zellen des Dünndarmendes (Fig. 31) nicht mehr angenommen werden können. Schon die dickere Innenlamelle der Intima dürfte den Durchtritt der Nährsubstanzen kaum gestatten.

Im 4. Abschnitt, dem Rectum (Fig. 32), ist das Epithel platt, und nur hier und da findet sich eine niedrige Längsfalte. Seine Höhe beträgt kaum mehr als das Zwei- bis Dreifache der Intimastärke. In das ziemlich regelmäßige niedrige Epithel sind die langgestreckten Kerne eingelagert, ohne das Sarc nach außen vorzuwölben, doch springt auf Querschnitten die Basis der Zellen oft halbkuglig nach außen vor. Das Sarc erinnert in seinem Bau an das der Dünndarmzellen; in beiden Fällen beginnen die Fäden an der Oberfläche der Zelle sehr deutlich, setzen sich aber im Rectum nicht wie im Dünndarm weiter fort, sondern laufen in Reihen feiner Körner aus, deren mehrere auf eine der Oberflächenlinien zu kommen scheinen. Die zarten Chondren, welche in Fig. 32 zu grob dargestellt sind, lassen eine Anordnung in Reihen erkennen, welche zwischen der Basal- und der Oberfläche verlaufen. Die Zellen des Rectums erscheinen mit den Dünndarmzellen verglichen nur als Modifikationen desselben Typus, und eine resorbierende Tätigkeit dürfte daher von ihnen ebenfalls angenommen werden können. Wahrscheinlich ist die Intima überall für Flüssigkeiten durchlässig.

2. Larve nach der letzten Defäkation.

Bei den Larven, welche nach der letzten Defäkation sich zum Spinnen anschicken, ist im Imaginalring von einer Proliferation noch nichts zu bemerken. Das noch immer schwach mit Pikrinsäure färbbare Sarc erscheint etwas dichter, die Kerne haben an Chromatinreichtum wenig gewonnen, und eine ausschließlich peripherische Verteilung des Nucleins wird nicht mehr beobachtet.

Der zweite Enddarmabschnitt hat sich nicht merklich verändert, nur am Sphincter zeigen die Kerne eine mehr gleichmäßige Verteilung ihres Nucleoms im ganzen Kernraum, und es gewinnt den Anschein, als seien die Kerne nicht nur hierdurch scheinbar, sondern tatsächlich chromatinreicher geworden. Die ausschließlich zentrale Lagerung des Nucleins kann möglicherweise auf Schrumpfung beruhen. Trotzdem ist sie als Unterschied der gleichmäßigen Ver-

teilung desselben gegenüber zu betrachten, da bei gleicher Behandlung der Objekte stattfindende oder ausbleibende Schrumpfung auf eine verschiedene Beschaffenheit der Kerne schließen läßt. Das Sarc weist namentlich an der dem Kern benachbarten der Oberfläche zugewendeten Partie eine reichlichere Ansammlung fuchsinophiler Körnchen auf als bei der fressenden Larve, erscheint aber im übrigen stärker vacuolisiert und deutlicher längsfädig. Beide Darmabschnitte sind vollkommen leer, aber nicht stärker kollabiert als im leeren Zustande bei der fressenden Larve.

In dem sonst unveränderten Dünndarm fällt auf, daß die Faltenwände nie einander bis zur Berührung genähert sind, wie in Fig. 30, sondern bei allen auf diesem Stadium befindlichen Objekten durch deutliche Zwischenräume getrennt sind, welche geronnenes Blut enthalten. Da die Anzahl der untersuchten Objekte jedoch nur comparatively gering war, so kann nicht unterschieden werden, ob es sich um ein typisches oder mehr zufälliges Verhalten handelt.

Das Rectum ist unverändert und wie der Dünndarm leer. Das Eintreten der Secrete aus den Vasa Malpighii in den Dünndarm und das Rectum ist noch nicht verfolgt. Auffallend ist am ganzen Enddarm die stellenweise reichliche Ansammlung von Leucocyten.

3. Larve bei dem Beginn des Spinnens.

Bei der Raupe, welche soeben mit dem Spinnen begonnen hat, wird auf Querschnitten durch den Imaginalring an der Basis der einspringenden Falten eine Proliferation bemerkbar, indem hier eine Vermehrung der Kerne stattgefunden hat, ohne daß jedoch Kernteilungsfiguren konstatiert werden konnten. Die Kerne der Falten selbst sind jetzt sehr reich an Chromatin; im Sarc treten fuchsinophile Körnchen auf. In der Umgebung des Imaginalringes finden sich freie Zellen (Myoblasten) und bilden stellenweise kompakte Haufen oder Züge, in welchen sie spindelförmige Gestalt annehmen, während die freiliegenden amöboide Formen zeigen.

Der auf den Imaginalring folgende Abschnitt hat sich in sehr zahlreiche Längsfalten gelegt, sodaß seine Epithelzellen häufig stärker abgeplattet erscheinen und die Kerne unregelmäßige Gestalten annehmen, bald sich bandförmig in die Länge ziehen, bald verzweigt erscheinen. Der Intima angelagert finden sich hier im Darmlumen basophile Körnermassen von der früher schon aus dem Sphincter der fressenden Larve beschriebenen Beschaffenheit. Im Sarc liegen fuchsinophile Körnchen. Weniger als in der Nachbar-

schaft des Imaginalringes ist das Aussehen dieses Enddarmabschnittes weiter hinten verändert, wo namentlich die Kerne ärmer an Chromatin und regelmäßiger geformt sind.

Der festgeschlossene Sphincterabschnitt hat keine wesentliche Veränderung erfahren außer der schon auf dem frühern Stadium zu konstatierenden stärkern Vacuolisierung des Sarcos seiner Zellen und der Vermehrung und gleichmäßigen Verteilung des Chromatins in den Kernen. Die jederseits drei erweiterten und in die Darmdivertikel einmündenden ausführenden Abschnitte der Vasa Malpighii sind, wie die Darmdivertikel selbst, noch leer. Die Secrete finden sich nach wie vor nur in den secernierenden Abschnitten der MALPIGHI'schen Gefäße, in welchen eine fortschreitende Anhäufung krystallinischer Massen stattgefunden hat.

Im Dünndarm sind die Kerne fast durchweg so reich an Chromatin, daß kaum noch einzelne Chromatinbrocken unterschieden werden können und die Kerne nahezu homogen erscheinen. Nur einzelne größere Kerne sind weniger chromatinreich und nicht selten verzweigt. Andere Kerne lassen noch dieselbe Lagerung des Nucleins im Kernraum erkennen wie bei der fressenden Raupe (Fig. 30). Die regelmäßige Streifung des Sarcos erfährt vielfach eine Störung durch die Ausbildung kleiner gehäufte Vacuolen ohne erkennbaren Inhalt. In andern Zellen wird sie durch fuchsinophile Körnchen undeutlich, wenn auch selten ganz verdeckt. — Der in das Rectum eingestülpte verengte Endabschnitt ist geschlossen, und seine blasigen Zellen sind reich vacuolisiert.

Das Rectum zeigt eine geringe Höhenzunahme seiner Zellen, welche durch deren näheres Zusammenrücken bedingt erscheint. Dementsprechend wölbt sich die Zellbasis auch häufiger nach außen vor, als es früher beobachtet wurde. Die Intima ist mit Ausnahme einer dunkel färbbaren (Säurefuchsin) der Epitheloberfläche fest haftenden Lamelle vollkommen vom Epithel losgelöst und liegt, die Faltung des Epithels genau wiederholend, im Lumen. Es ist kaum anzunehmen, daß die Abhebung der Intima die Folge einer beginnenden Umformung des Rectumepithels sei; denn auf allen vorhergehenden Stadien wurde die Intima bei der Mehrzahl der untersuchten Objekte im Zustand der Trennung vom Epithel angetroffen und fand sich nur ausnahmsweise in der Lage, welche Fig. 32 zur Darstellung bringt. Die Abhebung scheint demnach eine Folge der Behandlung des Objekts zu sein, läßt aber auf eine nur lockere Verbindung der Intima mit der stets am Epithel haftenden Oberflächen-

lamelle schließen. Schon der Umstand, daß die abgelöste Intima der Darminnenfläche genau parallel läuft, deutet auf eine künstliche Trennung hin, da das Epithel nach der natürlichen Abstoßung der Intima seine Form zu verändern pflegt.

4. Larve einige Stunden nach dem Beginn des Spinnens.

Der ganze Enddarm mit Ausnahme des Rectums ist stark verengt, sodaß die innern Faltenwände einander berühren und nur noch Reste des Lumens erhalten bleiben.

Der Imaginalring zeigt eine weitere Vermehrung seiner kleinen Kerne, in welchen gelegentlich eine schleifenförmige Anordnung des Nucleins konstatiert werden konnte, während andere Teilungsfiguren nicht zur Beobachtung kamen. Bemerkt sei übrigens, daß auf Grund meiner Erfahrungen an *Cybister* die Konservierung zu allen Tages- und Nachtzeiten vorgenommen wurde. — Die schon auf dem vorigen Stadium vorhandenen amöboiden Zellen erfahren eine recht auffallende Vermehrung in der Umgebung des Imaginalringes, mit dessen Proliferation sie möglicherweise in näherem Zusammenhange stehen. Daß jedoch eine Einwanderung dieser Zellen von außen her in das Epithel des Imaginalringes stattfindet, konnte durchaus nicht beobachtet werden. Auch sind die proliferierenden Imaginalzellen immer deutlich von den amöboiden Zellen zu unterscheiden, welche jetzt einen kompakten Ring um den Imaginalring bilden. Übrigens ordnen sich hier so wenig wie am Vorderdarme die amöboiden Zellen jemals epithelial an. Wo sie lückenlos aneinanderschließen, scheint es sich stets nur um eine enge Apposition zu handeln, vielleicht auch um Teilungszustände auf direktem Wege, da auf Schnitten stets nur wenige (2—4) Zellen miteinander verbunden sind, in der Regel aber ein Lückenwerk zwischen den einzelnen Zellen frei bleibt, welches weit genug ist, um jeder derselben ihre Bewegungsfreiheit zu lassen. Daß diese Zellen ihrer Natur nach mit den am vordern Imaginalring auftretenden Elementen identisch sind, kann nicht bezweifelt werden. Sicher ist, daß sie als phagocytäre Zellen den Muskeln gegenüber nicht auftreten. Die schon jetzt gelegentlich sich zeigenden Kügelchen oder Körnchen, welche rein morphologisch die Bezeichnung „Körnchenkugeln“ zulassen, sind nichts anderes als chromatolytische Degenerationsprodukte einzelner Kerne der Wanderzellen selbst.

Im zweiten Enddarmabschnitt verschwinden die freien Zellen

fast vollständig und treten nur hier und da als kleine Häufchen in den äußern Faltenzwischenräumen auf. — Das Epithel des an den Imaginalring angrenzenden Abschnittes fällt durch seinen Kernreichtum auf. Indem hier ebensowenig wie im Imaginalring das ganze Epithel sich bis zur fast vollständigen Verdrängung des Lumens faltet, vielmehr die Intima eine weit stärkere und vom Epithel unabhängige Faltung erfährt, rücken die Zellen näher aneinander und werden höher, und ihre infolgedessen dichter stehenden Kerne zeigen eine recht unregelmäßige Lagerung, welche durch den vom proliferierenden Imaginalring her auf sie wirkenden Druck mitbedingt sein dürfte. Weiter hinten schwindet das Lumen unter starker Faltenbildung der ganzen Epithelwand, und der histiologische Charakter der Zellen bleibt im wesentlichen unverändert, ihre Lagerung wird nicht wesentlich beeinflusst.

Im Dünndarm berühren die innern Faltenwände einander fast oder vollständig, niemals aber, wie früher, die äußern Faltenwände. Von der frühern Streifung des Sarcis ist kaum noch etwas zu bemerken, die gelb färbbaren Linen sind verschwunden, und das Plasma hat eine feinwabig-granuläre Struktur und schwache Affinität zu Säurefuchsin. Die Kerne sind reich an gleichmäßig verteilten kleinen Nucleochondren. — Amöbocyten wurden in der Pleura nur ganz vereinzelt angetroffen.

Das Rectum zeigt das gleiche Verhalten wie im vorigen Stadium, nur erscheint das Sarc seiner Zellen dunkler gefärbt und mehr körnelig als früher.

5. Larve 18 Stunden nach dem Beginn des Spinnens.

Das vorliegende Stadium ist dadurch charakterisiert, daß jetzt die Entleerung der MALPIGHI'schen Gefäße erfolgt, deren Inhalt in den Dünndarm übertritt, welcher nunmehr jenseits des Sphincters mit den schwefelgelben (Eigenfarbe) krystallinischen Massen prall gefüllt ist.

Der Imaginalring ist inzwischen sehr zellenreich geworden, und die einzelnen Zellen haben ihre Hauptachse stark verlängert und stehen dichtgedrängt in regelmäßig epithelialer Anordnung (Fig. 33). Die namentlich an der lang ausgezogenen Basis noch deutlich erkennbaren Längsfäden des Sarcis färben sich jetzt intensiv mit Säurefuchsin, und dem Sarc sind besonders in der Umgebung des Kerns fuchsinophile Körnchen eingelagert, sodaß der bei der jüngern Larve durch seine blasse Färbung auffallende Imaginalring jetzt sehr stark

von denselben Farbstoffen tingiert wird, welche ihn früher fast ungefärbt ließen. Die Kerne erscheinen mit denen des ruhenden Imaginalringes verglichen größer, reicher an Chromatin, und die einzelnen Nucleinpartikelchen sind größer und intensiver gefärbt. Auf diesem Stadium gelang es mir endlich, eine einzige deutliche Kernteilungsfigur aufzufinden (Fig. 33). Die sie enthaltende Zelle war abgerundet, schwach oval und nach der Oberfläche des Epithels aus dem Verbande der übrigen Zellen herausgerückt. Durch diesen Fund wird es wahrscheinlich, daß auch im Imaginalringe des Vorderdarmes eine mitotische Kernvermehrung stattfindet, welche trotz angestrengten Suchens an keinem Objekt wirklich nachgewiesen werden konnte. — Das Lumen des ganzen Abschnittes ist enger geworden, jedoch nicht entfernt in dem Maße wie in den übrigen Teilen des Enddarmes vor ihrer Füllung mit dem Inhalt der Vasa Malpighii. Die weite Kommunikation zwischen Mittel- und Enddarm bleibt erhalten. Eine Vermehrung der freien Zellen hat in der Umgebung des Imaginalringes selbst nicht stattgefunden. Stellenweise erscheinen ihre Kerne vollkommen homogen als Anzeichen beginnender Degeneration, welche sich hier und da auch schon durch das Auftreten chromatolytischer Zerfallsprodukte bemerkbar macht. — Die Muskulatur, welche wie manche Tracheenstämme zum Teil von den amöboiden Zellen dicht umlagert ist und sich bisher vollkommen unverändert erhalten hat, fällt jetzt durch ihre Färbbarkeit mit Säurefuchsin auf, doch tingieren sich regelmäßig noch einige Fibrillengruppen mit Pikrinsäure.

Das Lumen des 2. Abschnittes ist nicht mehr leer, sondern enthält ein lockeres unregelmäßiges Maschenwerk basophiler Fäden und hier und da degenerierende Kerne. Beide können aus dem Mitteldarm in den Enddarm gelangt sein, und für die Kerne kann diese Herkunft als sicher gelten, weil die Intima im Enddarm noch vollständig intakt ist. Weiter analwärts ist dieser Abschnitt gleich dem Sphincter eng geschlossen, seine Ringmuskulatur stark kontrahiert, das Sarcolemma stark gefaltet. Die Fibrillen sind hier im Gegensatz zu dem Imaginalring noch durchweg unverändert und mit Pikrinsäure färbbar.

Während eine Vermehrung der freien Zellen in der Umgebung des Imaginalringes nicht konstatiert werden kann, reichen diese bald zu Strängen, bald zu Bändern vereinigt jetzt weiter analwärts und scheinen mit einer Gruppe gleicher Zellen in Zusammenhang zu stehen, welche in der Umgebung derjenigen Stelle der Enddarm-

divertikel gefunden werden, an welcher das Epithel derselben kleinzellig und imaginalringähnlich wird und wo die speziellen Ausführungsgänge der Vasa Malpighii einmünden. Wir können diese Partie mit demselben Recht als Imaginalring bezeichnen wie die Grenzabschnitte zwischen Vorder- und Mitteldarm und diesem und dem Enddarm, da es sich um eine Proliferationszone handelt, deren Kerne sich merklich vermehrt haben (Fig. 34 *iv*). — In den Bändern sind die mesodermalen Zellen spindelförmig und so angeordnet, daß ihre längsten Achsen einander parallel laufen. In den Strängen lassen sie im Querschnitt eine deutliche Centrierung um eine gemeinsame Achse erkennen. Die Bänder verlaufen in der Regel zwischen anderm Gewebe, der Muskulatur, den Tracheen und der Darmwand, die Stränge dagegen durchsetzen frei die Leibeshöhle, lehnen sich aber auch wenigstens streckenweise an Tracheen an. Außerdem finden sich unregelmäßige Haufen, welche eine bestimmte Anordnung der Zellen nicht erkennen lassen und in welchen spindelförmige mit unregelmäßigen amöboiden und sphärischen Zellen vermischt liegen. In nächster Umgebung des Imaginalringes der Ausführwege der Vasa Malpighii liegen die Zellen so dicht, daß sie den Eindruck eines außerordentlich kernreichen Syncytiums machen und ihre Formen im einzelnen nicht erkennbar bleiben. In diesem Syncytium sind die Kerne größer als in den peripherischen lockerer angeordneten Zellen, ihr Nuclein ist feinkörniger, reichlicher und sehr regelmäßig im Kernraum verteilt. Auffallend ist, daß diese Zellen topographisch an die Imaginalringe gebunden sind.

Wie schon erwähnt, findet auf dem vorliegenden Stadium die Entleerung des Inhaltes der Vasa Malpighii statt. Dieser besteht aus einer schmierigen gelben Masse, welche mikroskopisch betrachtet zahlreiche Stäbchenkrystalle erkennen läßt, während an Schnitten Spuren der Flüssigkeit, in welcher diese enthalten sind, nicht mehr nachweisbar sind. Diese Exerete dringen zunächst nur in den Dünndarm ein und treiben ihn seiner ganzen Länge nach stark auf. Durch die Wirkung der beiden Sphincteren am Ende des zweiten und am Ende des dritten Enddarmabschnittes wird ein Übertreten des Dünndarminhaltes in das Rectum und den zweiten Abschnitt des Enddarmes verhindert. Durch die starke Füllung des Dünndarmes wird dessen Wand gespannt und nimmt nun eine Form an, welche abweichend von den frühern Zuständen die typische Sechsteiligkeit des Proctodäums sehr deutlich zum Ausdruck bringt (Fig. 35, 36), indem sechs kleine Doppelfalten in regelmäßigen Abständen zur

Entwicklung kommen, zwischen welchen die Darmwand ungefaltet bleibt. Dieser Bau kommt jedoch nur in den mittlern Dünndarmteilen, welche am stärksten aufgetrieben sind, ganz rein zur Entfaltung, während vorn, namentlich aber hinten beim Übergang in den geschlossenen Dünndarmsphincter eine reichliche und unregelmäßige Längsfaltenbildung bestehen bleibt. Eine Änderung der histologischen Beschaffenheit der durch die Intima vollkommen geschützten Dünndarmzellen hat das Eindringen der Excrete nicht zur Folge. Sie behalten das Aussehen des vorhergehenden Stadiums bei, nur ergab der Vergleich mehrerer verschiedener Objekte auf beiden Stadien miteinander einen geringen Unterschied im Chromatinreichtum der Kerne zu ungunsten des vorliegenden Stadiums. — Die Muskulatur ist vollkommen intakt.

Im Rectum fand ich bei keinem Objekt mehr die Intima mit dem Epithel in Verbindung. Auch tritt namentlich auf wenig ältern Stadien eine Zusammenziehung der Darmwand auf, welche die Intima zur definitiven Ablösung zwingen mußte. Die Zellen werden höher und nehmen unregelmäßig kubische bis cylindrische Formen an; ihre Oberflächen springen ungleich tief in das Lumen ein und grenzen sich durch einen zarten, strukturlosen, nicht chitinösen Saum vom Inhalt des Rectums ab. In diesem liegt zunächst nur die Intima, welche anfangs noch die Faltung der Zellwand genau wiederholt und ihr parallel läuft, stellenweise auch auf kurze Strecken noch in festem Zusammenhang mit der Epitheloberfläche steht, später aber, indem die epitheliale Wand sich zusammenzieht, von dieser in ihrer Form vollständig abweicht. Dabei findet jedoch an keiner Stelle des Chitinschlauches eine Zerreißen statt, und der Zusammenhang mit der Intima des Dünndarmes bleibt erhalten. — Ich habe kein Stadium in meinem recht vollständigen Larvenmaterial aufgefunden, auf welchem das Rectum mit dem Inhalt der Vasa Malpighii gefüllt gewesen wäre. Stets waren im Rectum nur geringe Excretmengen nachweisbar, sodaß ihnen dieser Endabschnitt des Darmes zu keiner Zeit als Reservoir, sondern nur als Durchgangrohr zu dienen scheint, an dessen Wänden regelmäßig Reste der sie passierenden Masse haften bleiben müssen, um so mehr, als nach der stattgehabten Ablösung der Intima vom Epithel die Wirksamkeit der Peristaltik nur noch unvollkommen sein kann. Auch wird der Dünndarminhalt sicher nicht simultan, sondern sukzessive in kleinern Mengen entleert. Das Austreten der Excretmassen aus dem After hatte ich nur unter anormalen Verhältnissen (beim Chloroformieren vor der

Sektion) direkt zu beobachten Gelegenheit. Sie bildeten einen Tropfen zähflüssiger schwefelgelber Substanz, welche beim Trocknen in den namentlich von *M. neustria* allgemein bekannten gelben Staub zerfiel.¹⁾

6. Larve am 2. Tage nach dem Beginn des Spinnens.

Nachdem die Entleerung der Excrete durch den After stattgefunden hat, finden wir den Enddarm bei der Raupe am 2. Tage nach dem Beginn des Spinnens in folgendem Zustand:

Imaginalring: Die im vorhergehenden Stadium dem Epithel nur noch locker aufsitzende Intima hat sich vollständig losgelöst, ohne jedoch schon analwärts verschoben zu sein. In der histologischen Beschaffenheit des Epithels hat sich nichts geändert.

Die freien Zellen sind reich an degenerierenden Kernen und haben infolgedessen ein ganz anderes Gepräge angenommen. Die Degenerationsprodukte — stark färbbare Körnchen — stammen zweifellos von den Kernen der pleuralen Zellen selbst, welche man in allen Phasen des degenerativen Zerfalls antrifft, und sind nicht durch phagocytäre Tätigkeit in deren Sarc hineingelangt. Sie können daher nicht als Körnchenkugeln bezeichnet werden. — An der Muskulatur konnten die Fibrillen und meist auch noch die Querstreifen nachgewiesen werden, doch gelang es nicht, das Sarcolemma zu erkennen, sodaß es scheint, als sei dasselbe schon aufgelöst. Wenngleich nun der Nachweis des Sarcolemmas nur an den von Myoblasten umgebenen Fasern unmöglich war, an freiliegenden Fasern der nächsten Umgebung jedoch gelang, so sind wir hierdurch noch keineswegs genötigt, die freien Zellen für diese Auflösung verantwortlich zu machen.

Im zweiten Abschnitt ist die Epithelwand vollkommen ungefaltet, die Zellen und Kerne erscheinen mehr oder minder abgeplattet. Das Sarc enthält reichlich fuchsinophile Körnchen, der Kern ist reich an Chromatin. An Stelle der abgestoßenen Larvenintima, welche gefaltet durch keinen sehr weiten Zwischenraum vom Epithel getrennt im Darmlumen liegt und aus dem Mitteldarm eingedrungene Detritusmassen enthält, erkennt man an günstig erhaltenen Stellen an der Oberfläche des Epithels einen zarten Saum, welcher aus parallelen, sehr kurzen Stäbchen sich zusammensetzt.

1) Vgl. J. DEWITZ, Über die Herkunft des Farbstoffes und des Materials des Lepidopterenococons, in: Zool. Anz., Vol. 27, 1904, p. 161.

die auf der Oberfläche senkrecht stehen. Es scheint sich in dieser intracytären Differenzierung um die erste Anlage einer neuen Intima zu handeln. Schon in geringer Entfernung vom Imaginalring füllt die stark gefaltete Intima das sehr verengte Darmlumen vollständig aus, während zugleich das Epithel stellenweise ziemlich hoch wird und die Kerne dementsprechend ihre Form verändern und sehr dicht stehen. Wie am Ende des Vorderdarmes, so kommt es auch hier stellenweise zu einer Häufung der dicht gedrängt stehenden Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse, ohne daß Anzeichen bemerkbar werden, welche für die Entstehung dieser Kernhaufen durch Kernteilungen sprechen. Auffallend ist, daß zwischen den Seitenwänden der cylindrischen, meist nach der Oberfläche zu verbreiterten Zellen häufig Intercellularlücken vorhanden sind, welche sich jedoch nie mit dem Lumen in Verbindung setzen, weil der hier deutlicher als am oralen Ende entwickelte Innensaum über sie geschlossen hinwegzieht. An diesem Saum erkennt man hier eine äußere und eine innere Körnerreihe, welche durch die Stäbchen miteinander verbunden sind. Die ganze Oberflächenschicht erscheint heller als das mit fuchsinophilen Körnchen stark gefüllte Sarc. An der Basis des Epithels kommt eine stark gefaltete, zarte Basalmembran zur Entwicklung, welche sich mit Pikrinsäure färbt. Im ganzen wiederholt dieser Enddarmabschnitt ziemlich genau die Beschaffenheit des Ösophagus auf dem gleichen Stadium, sodaß auf die für ihn gegebene Fig. 6 verwiesen werden kann. Beide Abschnitte verhalten sich auch insofern übereinstimmend, als zwischen der larvalen Intima und dem Oberflächensaum des Epithels auch hier Sarcprodukte von der gleichen Beschaffenheit gefunden werden, wie sie für den Vorderdarm beschrieben wurden.

Die Muskulatur befindet sich im Zustande der Degeneration, welche jedoch noch nicht alle Fasern betroffen hat. Die Kerne der Muskeln zeigen keine Anzeichen senilen Verfalls. Zuerst scheint überall das Sarcolemma aufgelöst zu werden, sodaß die Fibrillen mit dem Myosarc frei liegen. Die Querstreifung bleibt zuweilen noch erhalten, während die Faser schon zerfällt: man findet dann gelegentlich Myon, welche der Querstreifung entsprechend geldrollenartig in hintereinander gelegene Scheiben zerfallen. Die Fibrillen sind dann nur noch in den zentralen Teilen desjenigen Faserendes nachweisbar, in welchem ihre Auflösung in den Zwischenräumen zwischen den Scheiben noch nicht stattgefunden hat. Diese Auflösung der Fibrillen scheint demnach von der Peripherie auszu-

gehen. — Auf diesem Stadium treten zwischen der Muskulatur zahlreiche freie Zellen auf, welche den „Körnchenkugeln“ der Autoren gleichzusetzen sind, mit den in der Umgebung der Imaginalringe sich ansammelnden freien Zellen jedoch nicht zu verwechseln sind. Die Körnchenkugeln sind jenen gegenüber durch ihren kleinern Kern und namentlich durch den scholligen Inhalt ihres gelb färbbaren Sares deutlich charakterisiert. Auch bilden sie nirgends dichte Haufen, sondern liegen zerstreut zwischen Tracheen, Muskeln und Basalmembran des Darmes. Die Funktion der Körnchenkugeln hat eine sehr verschiedene Beurteilung erfahren, weil der Zustand der Gewebe, in welchen sie auftreten, verschiedene Deutungen selbst an demselben Objekt zuläßt. Nimmt man aus Wahrscheinlichkeitsgründen an, daß diese Zellen zu der Muskeldegeneration in naher Beziehung stehen, so könnte ich für mein spezielles Objekt behaupten, daß diese Zellen gar nicht exogenen Ursprungs seien, sondern, weil sie erst gleichzeitig mit dem degenerativen Muskelzerfall auftreten, selbst degenerierte oder rückgebildete (rückdifferenzierte) Muskelfasern repräsentierten. Der Vorgang wäre dann so zu denken (indem die faktisch vorliegenden Bilder kombiniert werden), daß zuerst das Sarcolemma sich auflöst, darauf entweder der beschriebene Zerfall der Fasern in Scheiben oder eine Verwandlung der fibrillären Substanz zu jenen Ballen stattfände, welche im Sarc der Körnchenkugeln liegen, daß die Kerne reduziert werden und jeder sich mit einer Portion des Myoplasmas nebst eingeschlossenen Fibrillenresten umgebe, womit dann die Genese der Körnchenkugeln geschlossen wäre. So würde sich auch erklären, daß degenerierende Kerne nicht in den Muskelfasern, wohl aber in den Körnchenkugeln auftreten, welche dann aus Myoplasma + Sarcolyten + Chromatolyten bestehen würden. Da ich, gestützt auf die mir vorliegenden Schnittbilder diese Auffassung von der Natur der „Phagocyten“ mit demselben Recht vertreten könnte wie deren Heterogenität den Muskeln gegenüber und ihre aktive Einwirkung auf diese während des Zerfalls, da somit aus dem Studium der Schnittbilder ein durchaus sicheres Urteil über die fraglichen Zellen schlechterdings nicht gewonnen werden kann, ziehe ich es vor, mich eines solchen zu enthalten, statt unerweisbaren Behauptungen neue ebenso unerweisbare hinzuzufügen.

Bemerkt sei hier noch, daß eine Degeneration an den Muskeln des Dünndarmes und Rectums auf diesem Stadium nicht beobachtet wird, wohl aber an den Ringmuskeln des Sphincters. Die Degene-

ration dieser Muskeln scheint in anderer Weise stattzufinden, als für die übrigen Fasern des zweiten Abschnittes beschrieben wurde. Das Sarcolemma bleibt erhalten, Fibrillen und Querstreifung sind deutlich nachweisbar, und die Kerne zeigen keine Spur von Degeneration. Auffallenderweise finden sich nun innerhalb der Fasern zwischen den Fibrillenbündeln sphärische Bildungen, welche man unzweifelhaft mit den Körnchenkugeln identifizieren würde, wenn nicht der Kern in ihnen vermißt würde. In diesen Kugeln liegen genau die gleichen gelblich gefärbten Körnchen wie in den Körnchenkugeln, ihre Gestalt und Größe stimmt genau mit jener der Körnchenkugeln überein, von welchen sie sich ausschließlich durch das Fehlen des Kerns unterscheiden. Deshalb ist ihre Deutung als exogene Zellen (welche das Sarcolemma zu durchbrechen hätten) nicht möglich, und es handelt sich entweder um endogene Bildungen des Myosarcs oder, da bei dem stellenweise unterbrochenen Myolemma eine Einwanderung von außen wohl möglich wäre, um exogene Bildungen, aber nicht um Zellen. Da nun außerhalb des Myolemmas dieselben kernlosen „Körnchenkugeln“ und außerdem körnerfreie gekernt Amöbocyten angetroffen werden, so ist es nicht ausgeschlossen, daß die gekernt Körnchenkugeln (welche ich auf diesem Stadium zwischen der Sphinctermuskulatur nicht nachweisen konnte) entstehen, indem die aus den Fasern auswandernden „Körnchenkugeln“ von den Amöbocyten aufgenommen werden. Bemerkenswert ist der Umstand, daß die Fibrillen von diesen Vorgängen im Myosarc nicht nachweisbar beeinflußt werden, vielmehr morphologisch und in ihrer Färbbarkeit ganz unverändert erscheinen.

Das Epithel des Sphincters, dessen Intima ebenfalls abgestoßen ist, zeigt im wesentlichen das gleiche Verhalten wie der ganze zweite Enddarmabschnitt. Auffallend ist nur das Auftreten ziemlich großer und wenig zahlreicher fuchsinophiler Chondren im Sarc der Zellen. Im Dünndarm enthält die Intima noch ziemlich reichliche Reste der Excrete, ist aber stark sechsteilig gefaltet und von der im Querschnitt ringförmigen Epithelwand vollständig getrennt.

7. Larve kurz vor der Häutung zur Puppe.

Zwischen der nur teilweise Spuren von Degeneration zeigenden Muskulatur des Imaginaringabschnittes treten außer den Wanderzellen (Myoblasten) sehr vereinzelt Körnchenkugeln auf. Die Auflösung der Muskeln macht sich dadurch bemerkbar, daß die an die Darmwand sich ansetzenden Faserenden sich stark verdünnen, ihre

Struktur verlieren und eine orangegelbe Färbung annehmen; ihre Kerne werden zum Teil homogen. In demselben Zustande trifft man etwas weiter analwärts (noch im Bereich des Imaginalringes) auch teilweise die Ringfasern. Die übrigen Fasern aber bewahren ihre Struktur vollständig, nehmen aber mehr Säurefuchsin als Pikrinsäure auf. — In den amöboiden Zellen (Myoblasten) haben die Kerne häufig hufeisenförmige Gestalt angenommen, und beide Schenkel sind dann nicht selten so stark zusammengekrümmt, daß sie einander berühren; man kann dann leicht den Eindruck gewinnen, als lägen in einer Zelle zwei gleichgroße Kerne der Länge nach eng nebeneinander. Chromatolyten werden jetzt häufiger beobachtet als auf den jüngern Stadien.

Das Epithel des Imaginalringes bildet unregelmäßige und nicht sehr hohe Längswülste. Die Intima ist aus dem noch immer ziemlich weiten Lumen, welches jedoch im Zusammenhang mit der Höhe der Epithelzellen entsprechend enger ist als das des Mitteldarmes, verschwunden, ohne daß an der Epitheloberfläche eine Struktur erkennbar würde, welche auf die Ausbildung einer neuen Intima schließen ließe. Infolge der Proliferation hat natürlich der Imaginalabschnitt an Länge zugenommen. Die hochcylindrischen Zellen nehmen häufig fast Kegelform an, indem sie sich von der Oberfläche nach der Basis verschmälern; sie stehen außerordentlich dicht gedrängt, sodaß die jetzt etwas chromatinärmeren Kerne einander ausweichend so eng liegen, daß die nur an sehr dünnen Schnitten leicht nachweisbaren Zellgrenzen durch sie verdeckt werden. Eine Basalmembran, wie sie in dem zweiten Enddarmabschnitt zur Entwicklung kam, wird hier nicht beobachtet; vielmehr ist nur ein zartes, glattes und oft unterbrochenes Häutchen nachweisbar, welches an der häufig ganz verwischten Grenze zwischen dem Darmepithel und dem umgebenden Gewebe verläuft. Das ganze Imaginalringepithel nimmt reichlich Säurefuchsin auf, welches sich auf sehr dünnen Schnitten bei starker Vergrößerung als an zahlreiche Körnchen des Sarcis gebunden erweist, während die Interstitien zwischen diesen ganz ungefärbt bleiben.

Der zweite Enddarmabschnitt, aus welchem die Intima infolge des schon im Fluß befindlichen Häutungsprozesses bereits entfernt ist, enthält fein verteilte fuchsinophile Detritusmassen, welche nicht, wie einzelne in ihm auftretende Zellen, ausschließlich aus dem Mitteldarm stammen, sondern mit den früher zwischen Intima und Epitheloberfläche beobachteten Plasmaprodukten zum Teil identisch

sind. Wie im Vorderdarm durften diese Ausscheidungen auch hier das Gleiten der Intima aus den Darmlumen unter gleichzeitigem Schutz des Epithels erleichtern. Im vordersten Ende, also in nächster Nachbarschaft des Imaginalringes, ist weder eine Basalmembran (Grenzlamelle) von dem früher für diesen Abschnitt beschriebenen Bau zu bemerken, noch haben sich die Intercellularlücken erhalten. Dagegen treten hier und da Vacuolen auf. Im übrigen hat sich im Bau des Epithels nichts verändert. Weiter analwärts tritt dann gleichzeitig mit den Intercellularlücken auch eine zarte, nicht gefaltete Grenzlamelle auf. Hier liegen auch im Lumen Excrete der Vasa Malpighii in geringen Mengen, ein Zeichen dafür, daß der Sphincter nicht mehr schließt.

Die Falten des Sphincterepithels sind verschwunden, sein histiologischer Bau stimmt im wesentlichen mit dem der vordern Partien des zweiten Abschnittes überein: doch ist sein Lumen enger, und der Oberflächensaum erweist sich durch sein Lichtbrechungsvermögen bereits als chitinisiert. Die Muskulatur in seiner Umgebung zeigt im wesentlichen noch das gleiche Aussehen, doch gelang der Nachweis ungekehrter „Körnchenkugeln“ in den sehr stark kontrahierten Ringfasern nicht mehr. Dagegen treten zahlreiche gekernte Körnchenkugeln außerhalb der Myen auf, deren intracytäre Kügelchen sich teils wie früher mit Pikrinsäure, teils aber auch mit Säurefuchsin färben.

Im Dünndarm sind die Zellen hoch und schlank, das Lumen ist stark reduziert, dagegen die Wand sehr verdickt und kaum gefaltet. Die keulenförmigen Zellen springen konvex in das Lumen vor, welches fuchsinophile feinkörnige Inhaltsmassen mit einigen Excretkrystallen vermischt enthält. Das Sarc ist hier und da basalwärts von dem der Oberfläche genäherten Kern von größeren Vacuolen durchsetzt, enthält zahlreiche fuchsinophile Körnchen in allen seinen Teilen und läßt an der Basis eine äußerst feine, der Hauptachse parallele Streifung erkennen. Die Kerne sind groß und reich an Chromatin, die Zellgrenzen deutlich.

8. Puppe am 1. und 2. Tage.

Der Imaginalring zeigt bei der jungen Puppe keine Proliferation mehr, ist außerordentlich kernreich, hat aber im ganzen kein sehr starkes Wachstum erfahren. Die Kommunikation mit dem Mitteldarm bleibt bestehen. An der Oberfläche ist eine zarte Chitinintima zur Ausbildung gekommen, welche jedoch da, wo das End-

darmepithel unvermittelt an das des Mitteldarmes stößt, noch nicht nachgewiesen werden kann. Die Kerne sind nicht auffallend reich an Chromatin, das in Form verschieden großer, stets aber relativ kleiner Körnchen den Kernraum in gleichmäßiger Anordnung ausfüllt. Die Kernmembran tritt, durch Säurefuchsin gefärbt, deutlich hervor. Weniger im Imaginalring selbst als in dem auf ihn folgenden Abschnitt treten zahlreiche Chromatolyten auf und mit dem Kern scheinen auch die Zellen zu zerfallen. Diese letztern unterscheiden sich von denen des Imaginalringes durch folgende Eigenschaften: während in diesem die Seitenflächen der Zellen eng aneinander schließen und nur ausnahmsweise durch Intercellularräume getrennt erscheinen, gilt dies für die Zellen des zweiten Abschnittes als Regel. Sie sind stark in die Länge gestreckt unter Verkürzung der Nebenachsen, hängen nur mit ihren Oberflächen unter der nymphalen Intima zusammen und erstrecken sich im übrigen frei in die Leibeshöhle hinein, um hier und da dünne Fortsätze in die Pleura zu entsenden. Ihre schlanken und ebenfalls stark gestreckten Kerne sind reich an Chromatin, dessen Körnchen eine unregelmäßige Anordnung zeigen und stellenweise dichte Gruppen bilden. Die mit ihren Kernen zerfallenden Zellen treten basalwärts aus dem Epithelverbande aus, während die übrigen ihren Zusammenhang mit der Intima wahren. Durch den degenerativen Zerfall einer erheblichen Anzahl von Zellen wird die Darmwand so zellenarm, daß man auf einem Querschnitt oft nicht mehr als 20 Zellen zählt.

In der Pleura des vordern Abschnittes sind nur wenige eigentliche Körnchenkugeln bemerkbar. Die Myoblasten sind im wesentlichen unverändert und zeigen zum Teil eine stärkere Längsstreckung. Zwischen ihnen finden sich vielfach, jedoch auf bestimmte Bezirke beschränkt, Chromatolyten, stark färbbare Tröpfchen, welche jedoch möglicherweise nicht alle gleicher Natur sind, d. h. vielleicht nicht durchweg von Kernen stammen. Ebensolche Körperchen liegen vereinzelt auch frei im Blut und scheinen hier von Leucocyten aufgenommen zu werden, welche sie neben gelb färbbaren Einschlüssen enthalten. Die Larvenmuskulatur ist hier zum großen Teil noch erhalten, doch zeigen nur wenige starke Fasern noch eine ausgeprägte Querstreifung. Über die Art und Weise der Auflösung der Fasern sagen die vorliegenden Bilder nichts Bestimmtes aus. Körnchenkugeln sind nur spärlich vorhanden, die degenerierenden Muskelreste sind als körnelige, kernhaltige Stränge nachweisbar.

welche zum Teil auch noch Fibrillen erkennen lassen. Es scheint, als sei die Auflösung eines Teils der Muskeln schon vollendet.

Indem man den Enddarm weiter nach hinten verfolgt, gelingt es nicht mehr, zwischen den einzelnen Darmabschnitten eine scharfe Grenze festzulegen. Im wesentlichen wiederholen sich die Verhältnisse des zweiten Darmabschnittes hinten, indem die der Intima angefügten Zellen mit freiem, mehr oder minder gestrecktem, bald schlankem, bald mehr abgerundetem Körper sich frei in die Leibeshöhle erstreckende Fortsätze in die Pleura entsenden. Eine Grenzlamelle fehlt. Ein auffallendes Verhalten zeigt derjenige Darmabschnitt, welcher dem vordern Dünndarmende der Larve zu entsprechen scheint. Seine Zellen erscheinen blasser rot gefärbt und weniger stark gestreckt als die übrigen Enddarmzellen und sind größtenteils, vielleicht infolge von Schrumpfung, mit der nymphalen Intima nicht mehr in Kontakt. Schon am 1. Tage der Puppenperiode bemerkt man einige Kerne, welche sich zur Teilung anschicken. Sämtliche Kerne dieses Abschnittes erscheinen viel heller als in der übrigen Darmwand, weil sie komparativ arm an Nucleochondren sind, welche sich bald gleichmäßig verteilen, bald nur die Kernmembran besiedeln, bald teilweise auch zu Gruppen zusammentreten. Die Zellen, deren Kerne sich zur Teilung anschicken, runden sich ab; es kommt zur Ausbildung einer deutlichen Spindel, und die Teilungsebene des Kernes fällt in die Hauptachse der Zelle, steht also senkrecht auf der Zelloberfläche. In den Zellen, welche sich caryokinetisch teilen (Fig. 37 *mi*), handelt es sich keineswegs um embryonale Elemente, welche in diesem Abschnitte durchaus fehlen; es sind vielmehr Epithelzellen, welche sich vor der Teilung durch nichts von den übrigen Epithelzellen unterscheiden, wie diese aber den larvalen Zellen, mit welchen sie identisch sind, nicht mehr gleichen, weil sie inzwischen Umwandlungen erfahren haben. Es scheint demnach, als führten diese Umwandlungen zu einer Regeneration der Zelle, welche sie zur Teilung wieder fähig macht, zu welcher sie im Funktionszustand nicht imstande war, ohne daß jedoch der embryonale Zustand wieder erreicht wird. Degenerierende Zellen fehlen in diesem Abschnitte. Die Teilung betrifft allem Anscheine nach nicht alle Zellen. Man findet auf einem Querschnitte im Mittel 5 caryokinetische Figuren, welche sich in der Regel sämtlich in verschiedenen Phasen befinden.

9. Puppe am 3. und 4. Tage.

Die Myoblasten nehmen in der Umgebung des Mitteldarmendes zum großen Teile schon die Gestalt von Fasern an, vorwiegend da, wo sie der Darmwand oder den Vasa Malpighii anliegen, ohne daß jedoch schon Myofibrillen gebildet würden. Degenerationszustände sind kaum noch vorhanden. Am 4. Tage findet man schon mehrkernige Fasern von geringem Durchmesser, von welchen sich jedoch nicht mit Bestimmtheit sagen läßt, ob sie aus larvalen Fasern oder aus zusammengetretenen Myoblasten entstanden sind. Außer ihnen liegen in der Umgebung des vordern Enddarmendes larvale Fasern, welche an ihren komparativ großen Kernen kenntlich sind sowie Körnchenkugeln in erheblicher Anzahl und mit recht verschiedenen Einschlüssen, welche zum großen Teile den Muskelfasern entstammen dürften, zum Teil aber auch aufgenommene Reste zerfallener Epithelzellen und -kerne sein müssen. Die übrigen Bestandteile der Pleura, aus welchen die genannten Elemente deutlich heraus erkannt werden können, zu deuten, hat die größten Schwierigkeiten, und ich unternehme es nicht, ein Bild von den Vorgängen in dieser Gewebsschicht zu entwerfen, deren Aussehen mehrere gleichberechtigte Auffassungen namentlich mit Rücksicht auf den Muskelzerfall zuläßt.

Das Epithel des vordern Enddarmabschnitts zieht sich während dieser Tage zusammen, und die Intima löst sich unter Faltenbildung von der Epitheloberfläche. Die Zellen erscheinen nach wie vor gestreckt und in gelockertem Verband, teilweise von Vacuolen durchsetzt, und ihre Kerne sind auffallend chromatinreich, langgestreckt und dunkel gefärbt. Degenerationszustände werden ganz vorn nur vereinzelt angetroffen, finden sich aber nur wenig weiter analwärts noch in sehr beträchtlicher Menge; in den sich auflösenden Zellen findet man außer den stark gefärbten Chromatolyten auch Einschlüsse, welche denen der Körnchenkugeln sehr gleichen (vgl. Fig. 38) und gelblich oder rötlich gefärbt sind. Bemerkt sei übrigens, daß die vorliegenden Schnittbilder auch folgende Deutung zulassen, welche jedoch durch das Studium anderer Stadien eine Korrektur erfährt: Die Zellen stoßen nach der Basis Zerfalls- oder Dissimilationsprodukte aus, und zwischen diesen befinden sich auch Bestandteile des Kernes. Die oberflächenwärts gelegenen Partien von Kern und Zelle erhalten sich, sodaß also eine vollständige Auflösung der Epithelzellen nicht stattzufinden scheint. Daß letzteres dennoch der Fall ist, lehren spätere Stadien. — An der Oberfläche bleibt eine breite, gelblich

gefärbte und dicht feinkörnige deckende Schicht erhalten und verbindet die Epithelzellen miteinander nach der Lockerung der Intima.

In dem proliferierenden Dünndarmabschnitt trifft man nur noch vereinzelte Caryokinesen an. Die Zellen seines Epithels haben sich ziemlich dicht aneinandergeschlossen, doch bleiben noch vielfach schmale Lücken zwischen ihren Seitenwänden bestehen. Die Intima ist nur noch stellenweise nachweisbar und scheint streckenweise aufgelöst zu sein. Im Lumen findet man einige (bis 5 auf einem Querschnitte) Zellen, welche sich abgerundet haben und degenerieren. Da die Intima unterbrochen ist, können sie vom Dünndarmepithel selbst stammen: zudem wurde ihre Einwanderung in das Lumen direkt beobachtet. — Das Sarc der Zellen erscheint dicht und fein granulär, intensiv mit Säurefuchsin gefärbt und wölbt sich streckenweise an der Oberfläche jeder Zelle konvex gegen das Darmlumen vor. Eine differente Oberflächenschicht wird nirgends bemerkt, doch fasern sich die Oberflächen an vielen Stellen in Form sehr kurzer Stäbchen auf, ohne doch einen eigentlichen Stäbchensaum (Rhabdorium) zu bilden. Die Kerne sind kleiner und etwas blasser gefärbt als die des vordern Enddarmabschnitts, mit Ausnahme derer, welche sich im Teilungszustande befinden. Die Anordnung der Zellen ist nicht regelmäßig, weniger infolge einer schwachen Längsfaltenbildung der Darmwand als dadurch, daß an bestimmten Stellen sich 2 bis 3 Zellen zusammenlagern und die benachbarten sich derart um sie gruppieren, daß sie von ihnen becherartig umfaßt werden. Aus diesen Zellengruppen gehen später sowohl die Rectaldrüsen als auch die Basalzellen hervor, während die polygonalen Zellen auch topographisch unabhängig von ihnen zur Ausbildung kommen. — Von der Basis des Epithels, welche, abgesehen von den schmalen Spalträumen, ziemlich einheitlich erscheint, durch eine Ringlücke getrennt, deren Breite im Mittel die halbe Höhe des Epithels erreicht, fällt eine Zone kleiner Zellen auf, welche in ihrer Gesamtheit einen Ring bildend die Pleura von dem das Epithel umfassenden Hohlraum scheiden. Dieser Hohlraum scheint einer Schrumpfung sein Dasein zu verdanken, denn er enthält eine zarte kern- und strukturlose Lamelle, welche, von der Ringschicht der pleuralen Zellen zur Epithelbasis ziehend, bald dieser, bald jener angelagert ist, also einen Verlauf erkennen läßt, welcher darauf hindeutet, daß die Lamelle, zwischen beiden Geweben gelegen, nach der Entstehung des Schrumpfraumes theils an der Pleura, theils am Epithel haften blieb. Die Schicht der pleuralen Zellen darf jedenfalls als Matrix

der Lamelle angesehen werden, welche dann als Grenzlamelle zu bezeichnen wäre. Daß sie auftritt, während die Intima abgestoßen oder aufgelöst wird, deutet darauf hin, daß sie der Darmwand als Schutz und Stütze, als formerhaltende Basis dient, deren das proliferierende Epithel, wie man annehmen kann, bedarf. Außerhalb dieses pleuralen Zellenringes hat die Pleura dasselbe chaotische Aussehen wie weiter oralwärts, doch überwiegen die Körnchenkugeln sehr, Muskelreste sind nur noch in geringer Menge nachweisbar, und Elemente des Fettkörpers mischen sich mit den Körnchenkugeln.

Hinter dem proliferierenden Dünndarmabschnitt (Fig. 38) findet man im wesentlichen das gleiche Bild wie vor ihm. Die Intima ist wohl erhalten und liegt dem Epithel überall fest an. Sie läßt deutlich mehrere parallele Schichten erkennen, von welchen sich die oberflächliche intensiv rotviolett, die übrigen blasser rötlich färben. Der Querschnitt dieses Darmteils ist sechslappig, die Längsfaltenbildung stark, das Lumen bis auf enge Spalträume verdrängt. Zellen und Kerne verhalten sich wie im ersten Abschnitt, die zahlreichen Degenerationskomplexe lösen sich basalwärts in Körnchenkugeln auf, sei es, daß sie selbst solche bilden (Kerne sind meist in ihnen nicht nachweisbar), sei es, daß sie von Phagocyten aktiv aufgenommen werden, deren Einschlüsse von den Zerfallsprodukten der Epithelzellen nicht zu unterscheiden sind. Die in dieser Darmpartie vorliegenden Bilder beweisen, daß die Degeneration die Epithelzellen vollständig zerfallen läßt, nicht nur eine Regeneration unter Ausstoßung degenerierender Bestandteile stattfindet. Hierdurch wird der Zellenreichtum des Epithels merklich herabgesetzt. — Eine Grenzlamelle zwischen Epithel und Pleura fehlt hier.

Gegen das anale Ende hin wird das Lumen des Darmes weiter, und die Intima ist unabhängig vom Epithel stark gefaltet, sodaß sie zackig ins Lumen vorspringt. Die plasmatische Oberflächenschicht ist häufig äußerst zart; die Degeneration nimmt ab, und schließlich fehlen alle Anzeichen einer solchen. Die Sechsteiligkeit des Querschnittes verschwindet allmählich ganz, indem die Falten verstreichen und die Intima sich von der Oberfläche abhebt, weil zwischen beiden eine gelbliche, von deutlichen Fäden durchzogene lockere Masse auftritt. Diese Fäden setzen sich einerseits an die innere Intimaschicht, andererseits an die Oberflächen der Epithelzellen an, konnten aber nicht bis in das Sarc hinein verfolgt werden. Zwischen Intima und Epithel werden ferner einzelne Zellen angetroffen. Das Epithel weist vereinzelte Zellen in Teilung auf.

Im wesentlichen gleicht dieser hintere proliferierende Abschnitt, welcher der Lage nach dem larvalen Rectum entspricht, dem proliferierenden Teil des Dünndarmes, doch finden sich keine Gruppen von Zellen, wie sie für diesen beschrieben wurden. Die Zellvermehrung dieses Abschnittes, der im Querschnitt schließlich vollkommen kreisrund ist, hat nur geringen Umfang und kurze Dauer.

10. Puppe am 5. und 6. Tage.

An der vordern Grenze des Enddarmes, also am Imaginalring, ist das Epithel vielfach gefaltet, und seine Zellen sind unregelmäßig angeordnet und durch die geringe Größe ihrer Kerne ausgezeichnet. Der ganze Abschnitt ist in geringem Maße in das Ende des Mitteldarmes eingestülpt. Nach hinten nehmen die Zellen des im Querschnitt nahezu kreisförmigen Darmteiles an Größe zu. Die vielfach gefaltete Intima füllt das Lumen vollständig aus, es hat demnach eine Zusammenziehung des Darmes stattgefunden. Degenerierende Zellen und Kerne fehlen. In einiger Entfernung vom vordern Ende wird das Epithel komparativ zellenarm, und der Verband lockert sich. Im Bereich des Sphincters findet man wieder das großkernige, gelockerte und unregelmäßige Epithel, und an Stelle der das Lumen ausfüllenden abgestoßenen Puppenintima zeigt die Oberfläche einen zarten Saum als erste Lamelle der imaginalen Intima. Wenngleich die Anzahl der Zellen schon sehr vermindert erscheint, dauern doch die Degenerationen noch fort, jedoch nicht mehr in dem frühern Umfange. Die Kerne sind sehr chromatinreich, erscheinen aber nicht mehr so dunkel wie in jüngern Stadien, weil die einzelnen fein verteilten Chromatinkörnchen deutlich gesondert sind und den Kernraum in sehr gleichmäßiger Anordnung ausfüllen. — In der Zellenmasse der Pleura dieses Enddarmabschnittes fallen sehr große und ganz unangegriffene Kerne auf, welche teils frei zwischen den jetzt meist blaß erscheinenden Körnchenkugeln liegen, zum Teil aber durch fadenförmige plasmatische Verbindungsstränge miteinander zusammenhängen; dies sowie ihre Anordnung um die epitheliale Darmwand weist darauf hin, daß es sich in ihnen um larvale Muskelkerne handelt, welche die Auflösung der Fasern überdauert haben. Später verschwinden diese großen Kerne vollständig aus der Pleura.

Die Aussackungen des Enddarmes, welche die Vasa Malpighii tragen, haben eine selbständige und unabhängige Regeneration erfahren. Die Proliferation ihrer Imaginalringe hat zur Ausbildung eines jetzt unregelmäßigen und kleinzelligen Epithels geführt, welches

sich deutlich von dem des entsprechenden Enddarmabschnitts unterscheidet und keine Intima besitzt. Diese liegt abgestoßen am ausführenden Abschnitt der Divertikel, deren Epithel ziemlich unvermittelt in das der Vasa Malpighii übergeht. Das Epithel der rechten und linken Blase, welches direkt in den Enddarm übergeht, gleicht dem des letztern, hat aber platte Zellen und umschließt ein weiteres Lumen, als der Enddarm auf der gleichen Höhe besitzt. — Die Regeneration der Vasa Malpighii war nicht speziell Gegenstand meiner Untersuchung.

Von der Einmündungsstelle der Enddarmdivertikel an nimmt das Epithel einen andern Charakter an. Die ziemlich schlanken und regelmäßig angeordneten, fast lückenlos aneinanderschließenden Zellen enthalten beträchtlich kleinere Kerne als die Zellen der davor gelegenen Darmwand. Ihre Oberflächen springen vielfach stark konvex in das Lumen ein, welches von der nymphalen Intima nicht vollständig ausgefüllt ist. Eine imaginale Intima ist noch nicht angedeutet. Schon auf der Höhe der Divertikelmündungen treten vereinzelte Kernteilungsfiguren auf, welche sich weiter hinten im Bereich des Dünndarmes nicht sehr erheblich vermehren. Hier wird das Epithel schnell wieder lockerer, indem Interzellularräume auftreten, und die regelmäßige Gestalt verliert sich mehr, weil im Epithel abgerundete oberflächlich gelegene Zellen scheinbar ohne festere Verbindung mit diesen die umliegenden Zellen auseinanderdrängen. Diese Zellen befinden sich teils im Zustande der beginnenden oder vollendeten Teilung, teils zeigen sie deutlich die Spindel und verschiedene Stadien der mitotischen Kernteilung. Der Darmquerschnitt ist hier fast kreisrund. Zelldegenerationen sind nur ganz vereinzelt zu bemerken.

Verfolgt man den Dünndarm noch weiter nach hinten, so ändert sich das Bild bald wieder sehr auffallend. Die epitheliale Wand ist außen von jenen schon früher erwähnten kleinen Zellen umgeben, welche jetzt aber der Epithelbasis meist eng anliegen, sodaß die zarte Grenzlamelle nur schwer, an gelegentlich auftretenden Lücken aber sicher nachweisbar ist. Der Bau des Epithels ist aus Fig. 39 ersichtlich. Es erscheint dimorph, indem zwei leicht unterscheidbare Zellarten sich an seinem Aufbau beteiligen. Der Zellenreichtum ist infolge der Proliferation gestiegen, und mit dieser geht eine Differenzierung der Zellen Hand in Hand. Auf jedem Querschnitt findet man zahlreiche Gruppen von 2—4 großen Zellen (Fig. 39 *abl*), welche abgerundet dicht beieinander liegen und eine

gemeinsame Basalfläche besitzen, von dem Lumen aber seltner durch eine große oberflächlich gelegene Zelle als durch das Sarc der sie seitlich um- und übergreifenden Zellen des Epithels getrennt werden, sodaß ihre Oberfläche nicht an das Lumen grenzt. An andern Stellen aber haben die großen Zellen den Kontakt mit der Oberfläche noch nicht verloren (Fig. 40 *dr*) oder vielleicht auch erst sekundär wiedererlangt, wofür die weiteren Beobachtungen sprechen. Die erste Differenzierung und Anordnung dieser Zellen wurde schon auf dem frühern Altersstadium bemerkt. Ihre Kerne sind groß und sehr chromatinreich, ihre Nucleochondren liegen gleichmäßig und dicht im Kernraum. Die der Achse der Gruppe zugewendete (also innere) Wand der Kerne ist oft flach, die abgerundeten äußern Flächen dagegen konvex gewölbt. Die Abgrenzung der großen Zellen gegeneinander ist in der Regel unendlich, ihr Sarc zeigt eine dichte granuläre Struktur und färbt sich intensiv mit Säurefuchsin. Da aus diesen Zellen die definitiven imaginalen Rectaldrüsen hervorgehen, bezeichne ich sie als Adenoblasten (Drüsenzellenbildner). Sie werden umfaßt von kleinzelligem Cylinderepithel. Man wird sich die Lagerung der Zellen in Abhängigkeit von einer Längsfaltung des Epithels entstanden vorstellen können. Die noch fortdauernde Proliferation [Caryokinesen (Fig. 40 *mi*) treten namentlich deutlich am vordern Ende des in Rede stehenden Darmabschnitts auf] führt zu einer Expansion der Darmwand, welcher durch die Grenzlamelle wenigstens bis zu einem gewissen Grade eine Grenze gesetzt werden dürfte. Indem sich also die Darmwand in Falten legt, nehmen die Adenoblasten die basalwärts ausspringenden Falten ein, während die zahlreichen kleinen Epithelzellen in Form einer Falte nach innen ausweichen und die großen Zellen derart umfassen, daß sie ganz vom Lumen abgedrängt werden. Die Kerne der Cylinderzellen sind in der Richtung der Hauptachse gestreckt, sehr erheblich kleiner als die der großen Zellen und ärmer an Nuclein. Ihr Sarc ist weniger dicht, feingranulär und ebenfalls mit Säurefuchsin gefärbt. — An Stelle der abgestoßenen nymphalen Intima bemerkt man am Epithel einen sehr zarten Oberflächensaum ohne erkennbare Struktur.

Auf weiter analwärts gelegenen Schnitten findet man die großen Zellen überall nur von einer zarten, scheinbar vom Epithel abgehobenen Schicht bedeckt frei über die Oberfläche des Epithels hervorragen. Die ganze Gruppe hat dann oft birnförmige Gestalt (Fig. 40 *dr*) und ist derart orientiert, daß der Stiel (der Birne) über die Epitheloberfläche hinaustritt. Dem Stielende liegt eine Kappe

dichtern und dunkler rot gefärbten Sarc auf, welche im Schnitt halbmondförmig erscheint. Nicht selten ist der ganze Stiel wie die Kappe struiert und braungelb (Eigenfarbe?) gefärbt. Von der Kappe aus verlaufen zum Kern zarte Züge, welche in Körnchen auflösbare Fäden darstellen. Das Zellsarc ist deutlich körnelig. An andern Gruppen bemerkt man, wie sich der Stiel gegen die Darmachse hin in die Länge zieht (Fig. 39, rechte Gruppe) und sich in manchen Fällen in ebensoviele einzelne Ausläufer spaltet, wie Zellen zu der Gruppe gehören. Jeder Ausläufer trägt seine eigne halbmondförmige Kappe aus körneligem Sarc, ist seitlich durch ein zartes violett gefärbtes Häutchen begrenzt, welches in die Zellperipherie übergeht, und enthält zwischen der Endkappe der Sarcoberfläche der zugehörigen Zelle und den zarten Seitenwänden eine Anzahl unregelmäßig gruppierter Körnchen, welche den Hohlraum des Fortsatzes nur zum kleinern Teil ausfüllen. Bei wieder andern Gruppen der Adenoblasten haben sich die Fortsätze unter gleichzeitiger basaler Einschnürung derart in die Länge gezogen, daß sie die nymphale Intima mit ihrer Kappe fast erreichen, und schließlich findet man in einiger Entfernung von andern Gruppen nur noch die halbmondförmigen Kappen, welche nicht mehr mit den Zellen in Verbindung stehen, von welchen sie abstammen, sondern frei in dem Zwischenraum zwischen der Epitheloberfläche und der nymphalen Intima liegen. Alle diese Bilder kann man auf einem Querschnitt erhalten, und man gewinnt den Eindruck, als handle es sich um die Ausscheidung eines Secrets, dessen Bedeutung allerdings rätselhaft bleibt. Vielleicht darf man annehmen, daß die Zellen mit der halbmondförmigen Oberflächenplatte Bestandteile ausstoßen, welche als Endprodukte eines Stoffwechsels aufzufassen wären.

Kernteilungsfiguren fehlen nirgends in dem gesamten Dünndarmabschnitt, welcher die beschriebenen großen Zellen enthält. Aus der verschiedenen Größe der in Teilung begriffenen Kerne läßt sich schließen, daß noch fortgesetzt sowohl große als auch kleine cylindrische Zellen, also beide Komponenten des dimorphen Epithels, gebildet werden. — Weiter analwärts wird das Epithel wieder regelmäßiger und homomorph. Die Zellen haben durchweg große chromatinreiche Kerne und gleichen auch insofern mehr den großen Zellen des eben beschriebenen Abschnitts, als sich von ihren Oberflächen im Bereich des gesamten Epithels halbmondförmige oder kuglige Kappen ablösen. Kernteilungsfiguren fehlen hier ebenfalls nicht, sind aber seltner als weiter oralwärts. Der enge Endab-

schnitt geht kontinuierlich in die vor ihm gelegene Darmpartie über, seine Zellen und Kerne werden allmählich kleiner: die Intima ist vollständig abgehoben.

Die nun folgenden Altersstadien der Puppe finde ich in auffallend verschiedenen und aller Wahrscheinlichkeit nach nicht auseinander direkt hervorgegangenen Zuständen der Entwicklung, sodaß das Alter über die Aueinanderfolge der Entwicklungsphasen nichts Sicheres mehr aussagt. Wenn nun auch angenommen werden kann, daß die Entwicklung von dem letztbeschriebenen Stadium aus progressiv weiterschreitet und wahrscheinlich keine erneute Reduktion der definitiven Ausbildung der Enddarmwand vorausgeht, so ist doch eine solche regressive Entwicklung nicht als ganz ausgeschlossen anzusehen. Die Inkongruenz zwischen dem Alter und der Entwicklungsstufe der Puppe brachte es ferner mit sich, daß die erwarteten Zwischenstufen in dem vorhandenen Material nicht vertreten waren und sich Lücken ergaben, welche eine Weiterführung der Untersuchung einstweilen nicht zuließen, wenn der Kombination nicht ein zu weites Feld eröffnet werden sollte. Ich füge deshalb hier nur noch solche Angaben an, für deren Richtigkeit ich auf Grund meines Schnittmaterials eintreten kann, und sehe mich gezwungen, von einer detaillierten Darstellung der letzten Stadien abzusehen. Wenngleich infolgedessen manche Punkte unerledigt bleiben, so sind sie doch von untergeordneter Bedeutung insofern, als die beiden kritischen Punkte: Übergang der Larve zur Puppe und der letztern zur Imago, in ihren Anfängen untersucht werden und ein vom larvalen und imaginalen verschiedener nymphaler Enddarm konstatiert werden konnte, woraus sich ergibt, daß auch hier, obwohl im Mitteldarm das nymphale und imaginale Epithel dasselbe bleibt, doch der Vorder- und Enddarm von einer zweimaligen Häutung betroffen werden und sich im Anschluß an sie umbilden.

Bis zur Ausbildung des imaginalen Zustands erfährt der Enddarm eine beträchtliche Verlängerung, welche auf die Proliferation der Zellen zurückzuführen ist, während die Abnahme seines Querdurchmessers zunächst durch umfangreiche Zelldegenerationen bedingt wird und eine nachträgliche Vergrößerung desselben nur in beschränktem Maße stattfindet, sodaß der imaginale Enddarm im ganzen erheblich länger und im ungefüllten Zustande enger erscheint als der larvale. Bei der jungen Imago ist das vordere Enddarmende

reich an zarten Muskelfasern, welche hier wie am Vorderdarm von den Myoblasten gebildet worden sind. Es scheint übrigens, als ob ein großer Teil der Myoblasten sich erhält, ohne Myen zu bilden, und zwar gilt dies namentlich für die unmittelbar an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm gelegenen Zellen, welche bei der jungen Imago an einer Stelle die Darmwand durchbrechen und in das Lumen gelangen, ohne jedoch den Zusammenhang mit der dichten Masse der übrigen Zellen aufzugeben. Da dieser Durchbruch bei den meisten Objekten konstatiert werden konnte und nur bei wenigen nicht beobachtet wurde, werden wir in ihm ein anormales Verhalten nicht erblicken dürfen. Weiter hinten findet man auf Querschnitten einen im Lumen gelegenen kompakten Zellenhaufen, welcher dem Querschnitt des im Darm gelegenen Zellstranges entspricht, welcher sich demnach noch eine Strecke weit analwärts fortsetzt und an seinem Ende degenerierende Zellen enthält. Da sich am Vorderdarm ein ähnliches Verhalten eines Teils der Myoblasten konstatieren ließ, muß es sich um ein normales Verhalten handeln, wie befremdend diese Erscheinung auch ist.

Das Epithel des vordern Enddarmabschnitts setzt sich aus zahlreichen Zellen zusammen, welche meist cylindrische, übrigens wenig regelmäßige Formen haben, deren Größe bei den verschiedenen Objekten schwankt, welche einer deutlichen Basalmembran aufsitzen, lückenlos zusammenschließen und an der Oberfläche eine sehr schwache Intima besitzen. Die Kerne sind weder auffallend arm noch reich an Chromatin und haben eine deutliche Membran. Die Längsfalten sind zahlreich, unregelmäßig und von geringer Höhe. An der Grenze zum Mitteldarm bildet das Epithel eine Ringfalte, welche den vordern Verschluß des Enddarmes bewirkt. Im hintern Abschnitt dieses Darmteiles sind die Muskeln weit kräftiger entwickelt als an seinem vordern Ende und lassen eine schwache und einfache Querstreifung nur an vereinzelt Fasern erkennen. Die Muskelkerne sind vorwiegend klein und chromatinarm, Myoblasten sind als solche hier nicht erhalten. Dagegen findet man außerhalb der Muskelpleura stellenweise zahlreich namentlich zwischen dem Darm und den Vasa Malpighii freie Zellen, welche den Körnchenkugeln sehr ähnlich sind und sich von ihnen nur durch ihre größern Kerne und die blaß-violett gefärbten kleinern Einschlüsse unterscheiden. Ob sie aus den Körnchenkugeln hervorgegangen sind oder aus freien Fettzellen, welche bei der Puppe in der Pleura ebenfalls beobachtet werden, muß ich unentschieden lassen.

Nach hinten erweitert sich der vordere Enddarmabschnitt der Imago und entsendet die Divertikel, welche die Vasa Malpighii tragen. Zugleich wird seine Muskelpleura hier sehr schwach, so daß der weiter vorn gelegene Abschnitt jetzt als Pylorus oder Sphincterabschnitt angesprochen werden muß, welcher die Excrete vom Mitteldarm absperrt. Hierin scheint bei der Imago seine einzige Funktion zu bestehen, da der Schmetterling nach meiner Erfahrung keine Nahrung aufnimmt. — Hinter dem Sphincterabschnitt plattet sich das Epithel mehr ab, und die Intima wird etwas stärker. Die Basalmembran bleibt als dunkelviolett gefärbte Linie deutlich nachweisbar. Im Lumen finden sich Zelltrümmer und körnelige Massen. Weiter analwärts ändert sich ganz allmählich, bei andern Objekten dagegen ziemlich plötzlich das histiologische Verhalten der Darmwand; die Zellen werden platter, ihre Basalflächen wölben sich nach außen vor, ihr Sarc erscheint häufig vacuolär und deutlich von körneligen Fäden parallel zur Hauptachse durchsetzt; die Kerne nehmen entsprechend der Ausdehnung der Zelle an relativer Größe zu und sind auffallend chromatinarm: die Darmwand hat den Charakter des Dünndarmepithels. Ihre Muscularis besteht aus wenigen innern Ring- und meist zu Gruppen geordneten äußern Längsfasern. Im ganzen ist das imaginale Dünndarmepithel dem larvalen ähnlich, aber nicht gleich. Die Intima ist sehr viel schwächer als im Larvendarm, von einer Längsfaltung kann kaum die Rede sein, jedenfalls entbehrt sie jeder Regelmäßigkeit. Man sollte nun erwarten, Rectaldrüsen in diesem Abschnitt zu finden, welche in dem früher beschriebenen Puppenstadium auch in dieser Darmpartie in erheblicher Menge zur Ausbildung kamen. Sie fehlen jedoch dem ganzen Dünndarm mit Ausnahme derjenigen Partie, aus welcher das Cöcum hervorgeht. Die Dünndarmzellen platten sich, wenn man den Darm nach hinten verfolgt, mehr ab, und zwischen ihnen treten da, wo man die Rectaldrüsen erwarten sollte, Hohlräume von sehr verschiedener Ausdehnung auf, über welche Basalmembran und Intima und oft auch eine platte oberflächliche Zellenlage sich geschlossen fortsetzen. Bald erscheinen diese Hohlräume leer, bald mit einer dichten feinkörnigen Masse teilweise gefüllt, welche sich mit Säurefuchsin färbt. Da man alle Übergänge von der kleinen in der Dünndarmzelle gelegenen Vacuole bis zu diesen Hohlräumen von oft sehr auffallender Größe findet, dürfte deren Bildung endogener Natur sein und auf Vorgängen in den Dünndarmzellen selbst beruhen. Ihr Hauptinhalt scheint aus einer Flüssigkeit zu bestehen, welche durch die Behand-

lung der Objekte extrahiert wird. Jedenfalls liegt kein Grund zu der Annahme vor, daß diese Hohlräume mit den Rectaldrüsen in irgendwelchem genetischen Zusammenhang stehen. Sie machen den Eindruck von Zellen, welche durch eine nicht erhaltene Inhaltsmasse enorm aufgetrieben sind, doch so, daß die oberflächliche, den Kern enthaltende Schicht mit ihren deutlichen parallelen Sarcfäden erhalten bleibt. Allerdings kann auch der Kern mit einem Sarchof an irgend eine Stelle der Basis gedrängt sein, und da man auch in besonders großen Räumen zuweilen zwei Kerne in weiter Entfernung voneinander antrifft, kann es zur Konfluxion zweier benachbarter Zellen gekommen sein. Bemerkenswert ist, daß diese Räume in ganz unregelmäßiger Verteilung in der Darmwand liegen.

Indem nach hinten der Darm an Umfang gewinnt, legt sich seine Wand in die typischen 6 Längsfalten, welche noch weiter analwärts einer ungleichmäßigen und immer stärker werdenden Faltenbildung weichen. Die Zellen verlieren ihren Dünndarmcharakter mehr und mehr, indem die Streifung undeutlich wird und oft ganz verschwindet und die Kerne andere Formen annehmen. Hier sind dann stellenweise die intracytären Hohlräume so riesenhaft geworden, daß sie an Ausdehnung fast das Darmlumen erreichen. Vermutlich sind sie ebenfalls durch Zusammenfluß zu dieser enormen Größe angeschwollen. Kerne und Reste von Zellen konnten in der Regel in ihnen nicht mehr nachgewiesen werden, dagegen sind sie von einer blaß rötlich gefärbten feinkörnigen Masse vollständig ausgefüllt oder zur Hälfte leer. An zwei Stellen der Querschnitte fand ich bei vielen Objekten zwischen der Basalmembran und der Ringmuskulatur ein Gewebe, welches durchaus das Gepräge in Bildung begriffener Muskelfasern trug und sich aus spindelförmig gestreckten Zellen aufbaute, welche dicht gedrängt lagen. Allem Anschein nach handelt es sich um Haufen von Myoblasten, welche nach der Ausbildung der imaginalen Muskulatur übrig geblieben sind. Sie liegen in Form zweier Streifen einander gegenüber, von welchen der eine weiter nach vorn reicht als der andere. Beide sind jedoch nur durch wenige Schnitte hindurch in der Serie zu verfolgen und also nur von geringer Ausdehnung. Weiterhin treten dann noch vereinzelt kleine Häufchen solcher Zellen auf.

In dem hintern, infolge seiner sehr reichen Faltung äußerst ausdehnungsfähigen Abschnitt fehlen die vacuolären Hohlräume streckenweise ganz und treten in geringer Ausdehnung und fast stets mit blaß gefärbter feingranulärer Masse erfüllt nur noch vereinzelt auf.

Seltner erscheinen sie ganz oder fast ganz leer. Die Zellen sind platt, die Ringmuskulatur etwas stärker entwickelt als in dem eigentlichen Dünndarmabschnitt. Das Lumen ist hier mit dichten krystallinischen Konkretionen von radiärem Bau, einzelnen Krystallen und verschiedenen nicht näher bestimmbareren faserigen und körneligen Massen ausgefüllt. Weiterhin treten dann wieder, diesmal aber in beträchtlicher Ausdehnung, Zellen auf, welche den oben beschriebenen Myoblastenhaufen sehr gleichen und stets zwischen der Muskulatur und dem Epithel liegen.

Wir kommen dann in diejenige Partie, welcher als Ausstülpung das Cöcum angehört und wo wir die Rectaldrüsen antreffen. Hier findet man im Epithel noch immer dieselben Hohlräume, welche der Kerne und Sarcreste entbehren und eine feinkörnige Masse enthalten. An der Außenseite dieser Hohlräume liegen, jedoch keineswegs immer, myoblastenähnliche Zellhaufen stets außerhalb der Basalmembran. Ferner findet man in das platte Epithel eingeschaltet die Rectaldrüsen in Gruppen von meistens je 4 Zellen. Auf Querschnitten trifft man jedoch meist nur 2, seltner 1—3 Kerne. Diese Zellen liegen zwischen der Basalmembran und der Intima in einem Hohlraum, welchen sie nicht vollständig ausfüllen. Nach der Darmachse zu sind sie konkav, nach außen konvex, in der Achse der Gruppe, welche auf der Darmachse senkrecht steht, springen die einander berührenden Seitenwände gegen das Darmlumen papillenartig vor und ragen in den Hohlraum hinein, welcher zwischen Intima und Oberfläche der „Riesenzellen“ liegt. Diesem Vorsprung entspricht an der Basis eine Kerbe. Die Zellen haben also auf Schnitten die Form radiär angeordneter Halbmonde. Sie sind von einer eignen deutlichen Membran umgeben, welche nur da fehlt, wo die Zellen in der Achse der Gruppe einander berühren. Die Kerne sind chromatinreich und von wechselnder Gestalt und Größe (Fig. 42). Den Raum, in welchem diese Zellen liegen, füllen sie auch nach der Basis zu nicht aus; vielmehr liegen zwischen ihnen und der Basalmembran kleine Zellen, deren Anzahl im Mittel auf einem Querschnitt von 8 μ Stärke 20 beträgt. Diese Zellen sind nicht alle gleichgestaltet. Die der Basis der Rectaldrüsen zunächst gelegenen ziehen sich unter Abplattung ihrer Kerne stark in die Länge und kleiden die Gruppe der großen Zellen wie eine zellige Grenzlamelle aus. Die übrigen bilden ein lockeres Gewebe, indem die einzelnen kleinen Zellen durch Ausläufer miteinander verbunden erscheinen oder durch den Raumangel dichter zusammengedrängt

sind. Ihr spärliches Sarc ist sehr blaß gefärbt. ihre rundlichen Kerne sind klein und blasser tingiert als die der Myoblasten. Auch liegen diese Zellen im Gegensatz zu den Myoblasten stets innerhalb der Basalmembran des Epithels. Übrigens fand ich auch bei manchen Gruppen der großen Zellen die ihnen anliegenden kleinen Zellen in Form eines regelmäßigen Cylinderepithels angeordnet, welches von der Basis der großen Zellen durch einen Hohlraum getrennt war, während die übrigen kleinen Zellen zwischen diesem Epithel und der Basalmembran in lockerer Anordnung sich vorfanden. In andern Fällen wurde der Hohlraum zwischen den großen und kleinen Zellen durch eine dichte basophile Körnermasse eingenommen, durch welche die großen Zellen bis zur Intima vorgeschoben und abgeplattet waren. Der gesamten Zellenmasse, welche ich weiterhin als Basalzellen bezeichnen werde, lag außerhalb der Basalmembran eine Myoblastengruppe an (ich bezeichne diese Zellen kurz als Myoblasten, weil sie diesen in hohem Grade gleichen, obwohl der Name erst dann volle Berechtigung hätte, wenn sicherstände, daß aus diesen Zellen wirklich Myen werden können oder aus ihren Schwesterzellen geworden sind). Bei unbefangener Betrachtung dieser Bilder wird man nicht zu der Deutung kommen können, daß die kleinen Basalzellen (*baz*) mit den Myoblasten genetisch zusammenhängen. Viel näher liegt die Vermutung, daß die Basalzellen bei der Proliferation des Darmepithels entstanden, an die Basis der großen Zellen zu liegen kamen und hier nur gelegentlich ein Epithel formieren, im übrigen aber außer Zusammenhang mit der Epitheloberfläche und ohne die Möglichkeit, sich in den Epithelverband einzuordnen, die Follikel bilden. Die Myoblasten sind dagegen exogenen Ursprungs. Bemerkenswert ist, daß die Basalzellen immer nur da auftreten, wo Adenocyten (?) sie von der Intima abdrängen. Die Myoblasten können übrigens stellenweise bis zur Intima vordringen; dann fehlen aber an diesen Stellen stets die Rectaldrüsen. Wo man die Myoblasten der nach innen vorgewölbten Intima anliegend findet, können sie in diese Lage sehr wohl dadurch gekommen sein, daß einer der früher beschriebenen vacuolären Hohlräume kollabierte. Oft läßt sich dann sicher nachweisen, daß die Basalmembran die Myoblastenhäufen von der Intima trennt. Andererseits spricht nichts dafür, daß diese Bilder durch den Schwund der Riesenzellen (= Adenoblasten oder Rectaldrüsen) und Auswanderung der Basalzellen entstanden seien.

Hinter dem Abschnitt, welcher die Rectaldrüsen enthält, wird

dann das Epithel merklich höher, die Kerne werden größer und chromatinreicher, das Lumen verengt sich, und die Faltenbildung ist schwach. Man kann diesen Darmteil als postcöcalen bezeichnen: er geht hinten in das Rectum über, welches am Ende Cylinder-epithel und reichere Muskulatur aufweist. Der muskulöse Endabschnitt ist oft in den mit schwächerer Muskelpleura ausgestatteten vorhergehenden Abschnitt teilweise eingestülpt.

Schon bei der 14 Tage alten Puppe findet man den Enddarm im wesentlichen im imaginalen Zustande. Nur die aus den Myoblasten hervorgegangenen Muskelfasern sind noch nicht quergestreift und die erstern zum großen Teil noch in embryonalen Zustande. Auch die den Myoblasten gleichenden und allem Anschein noch mit ihnen identischen Zellen sind im Lumen des vordern Enddarmabschnittes schon nachweisbar. Die nymphale Intima liegt abgestoßen im Darmlumen, von der Darmwand durch mehr oder minder reichliche Detritusmassen getrennt und selbst solche enthaltend. Die großen leeren oder mit feinkörniger Masse erfüllten vacuolären Räume sind im Dünndarmepithel ebenfalls schon vorhanden und entstehen unabhängig von den Rectaldrüsen in denjenigen Darmteilen, welchen solche fehlen. Stellenweise scheint sich die nymphale Intima vollkommen aufzulösen, oder sie zerreißt und verschiebt sich: wenigstens findet man sie in der Schnittserie auf vielen Schnitten nicht. In diesem Altersstadium sieht man noch Dünndarmzellen aus dem epithelialen Verbande in das Lumen einwandern, wo sie degenerieren. Eine schwache noch nicht quergestreifte Muskelpleura ist am Dünndarm schon entwickelt, und ebenso findet man Myoblasten in unregelmäßiger Verteilung. Am Rectum sind dagegen sämtliche Muskeln schon quergestreift, und das Epithel zeigt durchaus imaginalen Bau. — Die Rectaldrüsen und Basalzellen verhalten sich genau so wie bei der Imago.

Auch die 16 Tage alte Puppe steht in der Entwicklung nur wenig hinter der Imago zurück, doch sind Körnchenkugeln noch reichlich vorhanden und vielfach von freien Fettzellen nicht sicher zu unterscheiden. Die Myoblasten bilden schon zusammenhängende Muskelfasern, welche jedoch noch sehr zart und nicht differenziert erscheinen. Auch hier ist die nymphale Intima im Dünndarm auf weite Strecken nicht nachweisbar und wahrscheinlich aufgelöst. In den Drüsenzellen, deren Lage und Form schon die gleiche ist wie bei der Imago, finden sich gelegentlich kleine Vacuolen, welche bei

der ältern Puppe und Imago nicht beobachtet werden. Die Basalzellen sind schon vorhanden und liegen meist dichter gedrängt.

Bei der 14 Tage alten Puppe sind die Rectaldrüsen zum Teil schon fertig, zum Teil noch in Bildung begriffen. Die fertigen Drüsenzellen haben an der Oberfläche ihres dichten körneligen Sarc eine zarte Chitinintima ausgeschieden, welche als innere Lamelle der gemeinsamen Epithelintima erscheint. Die Basalzellen, welche die basale Umhüllung der Riesenzellengruppen bilden, erscheinen als direkte Fortsetzung des gewöhnlichen Epithels und sind nur kleiner und platter als dessen Zellen, welche mit einer Chitinintima (der imaginalen) ausgekleidet, noch höher und dichter körnelig, weniger fädig struiert erscheinen als bei der Imago. Auch sind Sarc und Kerne der Epithelzellen stärker gefärbt als bei ältern Puppen und bei dem Schmetterling. Die Faltung des gesamten Epithels ist noch nicht so stark, die Ausdehnung der ganzen Darmwand noch weit geringer als später. — Außer den Hüllzellen, welche die Basis der Riesenzellengruppe umfassen, finden sich nach außen gelegene Zellen, welche in lockern Verbands zwischen den neu gebildeten Myen und den Hüllzellen liegen und sich, wie wir sahen, bis zum Imaginalzustand erhalten, wo sie, wie die Hüllzellen, als Basalzellen bezeichnet wurden. Auf dem vorliegenden Stadium läßt sich nicht entscheiden, ob diese lockern Zellen der Pleura oder dem Epithel genetisch zugehören; denn eine Basalmembran, welche sie in den Epithelverband einbezüge, ist hier noch nicht entwickelt. Da aber später diese Zellen zweifellos innerhalb der Basalmembran liegen und es nicht wahrscheinlich ist, daß pleurale Zellen in das Epithel mit einbezogen werden, so wird man diese lockern Basalzellen von Epithelzellen abzuleiten haben, was sich aus dem Studium ihrer Entstehung auch weiterhin ergibt. In dem Epithel findet man ferner Zellen mit auffallend großem Kern, welche einzeln liegen und unter welchen sich das Epithel kontinuierlich fortsetzt, ohne daß Basalzellen zur Ausbildung kommen. Diese großen Zellen sind von der Intima nicht durch einen Hohlraum getrennt, sondern liegen ihr unmittelbar an. Indem sich ihr Sarc auflockert, zwischen dem Kern und dem Zellplasma ein Hohlraum entsteht und der Kern selbst unregelmäßige Umrisse annimmt, scheint eine Degeneration dieser Zellen angebahnt zu sein, welche ursprünglich wohl die Tendenz hatten, zu Drüsenzellen zu werden, und deren letzte Reste vielleicht jene mit Zelldetritus gefüllten Hohlräume zwischen Intima und Epithel oder Intima und Basalmembran sind, welche man später

antrifft und welche für die Imago beschrieben wurden. — An vielen Stellen liegen die Adenoblasten noch als cylindrische Komponenten des Epithels mit ihren Seitenwänden ohne erkennbare Grenze dicht nebeneinander, und die Anzahl der Zellen ist dann nur aus der Anzahl der Kerne zu erkennen. Die gemeinsame Intima zieht kontinuierlich über ihre Oberfläche hinweg, die Zellen selbst haben in ihrer ganzen Peripherie noch keine Membran entwickelt. Mit Ausschluß der Oberfläche ist die ganze Gruppe schon jetzt von Basalzellen umhüllt, welche als kontinuierlicher Fortsatz des kleinzelligen Epithels in dieses allmählich übergehen. Diese Befunde lassen kaum eine andere Auffassung zu, als daß die Riesenzellen, bei der Teilung an die Oberfläche des Epithels gerückt, sich epithelial anordnend an dieser Stelle liegen bleiben und hierdurch die basal von ihnen gelegenen Epithelzellen gezwungen werden sich abzuplatten. Ob hierbei einige von ihnen aus dem Epithelverbande basalwärts ausscheiden und die Form der lockeren Basalzellen annehmen, ist nicht mit Sicherheit zu ermitteln. Jedenfalls sind diese lockern Zellen schon vorhanden, während die Drüsenzellen ihre definitive Ausbildung noch nicht erfahren haben.

Die neue imaginale Muskelpleura ist schon entwickelt und enthält freie Zellen (Myoblasten) in größerer Anzahl neben Körnchenkugeln und Fettzellen.

Im Darmlumen finde ich auf diesem Stadium einen sehr dickwandigen Schlauch, in dessen Lumen eine zusammengefallene Intima liegt, ohne daß ein Epithel zu erkennen wäre, welchem man diese Intima genetisch zurechnen könnte. Man wird daher Reste der nymphalen Intima in ihr erblicken müssen, welche von einem dichten Ringe getrennt liegender, sehr zahlreicher Zellen umgeben wird, die sich nur zum Teil im Zustande der Degeneration befinden, größtentheils aber noch vollkommen frisch erscheinen und jedenfalls mit jenen Myoblasten identisch sind, welche wir früher die Darmwand durchbrechen sahen. Dafür spricht außer ihrem Aussehen ihre Lage zwischen nymphaler und imaginaler Intima; aus dem Darmepithel stammen sie sicher nicht, wie wir aus dem Studium der weiter vorn gelegenen Darmpartien desselben Objekts entnehmen können.

In demselben Darmabschnitt findet man weiter vorn, bald in unmittelbarer Nachbarschaft der großen Zellen, bald ganz unabhängig von diesen, das Epithel von Zellenhaufen unterbrochen, deren Komponenten durch deutliche Grenzen voneinander geschieden sind und durch gegenseitigen Druck polygonale Formen annehmen

(Fig. 41 *pz*). Da diese Zellen sowohl in naher topographischer Beziehung zu den Riesenzellen (*abl*) als auch ganz ohne jeden Zusammenhang mit ihnen auftreten, kann man zu folgender Deutung kommen: entweder die Riesenzellen haben sich in diese polygonalen Zellen aufgeteilt — dann würde man nicht verstehen, wie trotz des Vorhandenseins polygonaler Zellen auch noch Adenoblasten in demselben engen Zellverbände einer Gruppe erhalten bleiben können —, oder die polygonalen Zellen sind das Produkt mehrfacher Teilungen indifferenten Zellen, von welchen die einen zu Drüsenzellen werden, die andern teils zu Basalzellen, teils zu polygonalen Zellen. Für diese letztere Annahme sprechen die Befunde mehr als für die erstere. Doch wurde die Differenzierung der Adenoblasten aus den polygonalen Zellen nicht direkt beobachtet. Ich fand aber Bilder, in welchen die Adenoblasten zunächst basal, die spätern Basalzellen dagegen oberflächlich lagen, während später die Lage stets umgekehrt ist. Da nun auch Adenoblasten gefunden wurden, welche rings von Basalzellen umgeben waren, scheint es, als ob die Adenoblasten wenigstens in vielen Fällen zuerst basal entstünden und dann durch die spätern Basalzellen hindurch nach der Oberfläche wanderten. Schließlich aber können die polygonalen Zellen auch ganz unabhängig von den Adenoblasten entstehen, und ich bezeichne sie dann im Gegensatz zu den Basalzellen schlechthin als „polygonale Zellen“. Sie liefern dann später, indem das Epithel seine definitive Form annimmt, teils gewöhnliche Epithelzellen, teils erhalten sie, basal von den Drüsenzellen gelagert, erst sekundär die Form und Beschaffenheit der Basalzellen.

Wo an die polygonalen Zellen unmittelbar die in Bildung begriffenen Muskelfasern angrenzen, könnte man zu der Auffassung kommen, daß die polygonalen Zellen auswandernd zu Myoblasten werden. Aber auch hier sind sie noch von den apponierten Myoblasten unterscheidbar, und es bleibt kaum eine andere Auffassung möglich, als daß die Myoblasten des ganzen Enddarmes vom vordern Enddarmende stammen, wo sie in ungeheuren Massen vorhanden sind und zuerst auftreten. Von hier aus wandern sie analwärts (ihre Formen lassen auf amöboide Beweglichkeit schließen) und versorgen den ganzen Enddarm mit der jetzt, bei der 14 Tage alten Puppe, schon deutlich angelegten, d. h. in Form von Fasern auftretenden Muskulatur, ohne jedoch zur Bildung der Muscularis vollständig aufgebraucht zu werden, sodaß sich Reste in Form der beschriebenen Myoblastengruppen erhalten (vgl. Fig. 41 *im*).

Die dichten Massen von Myoblasten, welche auf diesem Stadium im Darmlumen liegen und peripherisch sich zu deutlichen embryonalen Fasern vereinigt haben, enthalten in dem zentralen, von ihnen umschlossenen Hohlraum Massen, welche auf nahe Beziehungen zu den Vasa Malpighii hindeuten. Stufe für Stufe konnte ich die Genesis dieser Zellmassen leider nicht verfolgen, aber in dem vorliegenden Objekt finde ich da, wo die mit Adenoblasten und polygonalen Zellen ausgestattete Darmpartie ihren vordern Abschluß erhält und das Epithel den einheitlichen Charakter annimmt, welchen der imaginale Dünndarm ebenfalls erkennen läßt, steht die Zellenmasse des Darmlumens mit der Pleura in direkter Verbindung, und die Darmwand ist an dieser Stelle deutlich unterbrochen. Der von außen in das Lumen sich einschiebende Zellenkomplex bildet peripherisch etwa die Hälfte der Darmwand; es ist möglich, daß die Basis der Vasa Malpighii einen Degenerationsprozeß durchmacht, dessen Produkte, eng von Myoblasten umgeben, in das Darmlumen aufgenommen werden. Ich konnte zwei degenerierende Komplexe zweifelhafter Abkunft in der Serie bis zu ihrem Durchtritt durch die Darmwand verfolgen. Möglich wäre auch, daß diese Komplexe aus der Pleura stammen und von Fettzellen abzuleiten sind, welche nach K. SAMSON'S noch nicht veröffentlichter Untersuchung an *Heterogenea limacodes* HUFN. Krystalle enthalten können, die auf eine excretorische Funktion hinweisen. Allerdings habe ich in den Fettkörperzellen meines Objekts solche Einschlüsse nicht aufgefunden. — Vor der erwähnten Durchbruchsstelle wird das Enddarm-lumen sehr eng und enthält nur die abgestoßene nymphale Intima; dieser Teil des Darmes entspricht wesentlich nur dem Imaginalringabschnitt und zeigt den entsprechenden histologischen Bau. Auffallend ist die komparative Kürze des von Drüsenzellen freien Dünndarmabschnittes, welcher später eine beträchtlich größere Länge besitzt. Diese dürfte in erster Linie daraus resultieren, daß die polygonalen Zellen, welche in keiner topographischen Beziehung zu Adenoblasten stehen sich in den epithelialen Verband einreihen; denn aus der bloßen Abplattung des vorhandenen Zellenmaterials ist dieses Längenwachstum nicht zu erklären, und Kernteilungen finden nicht mehr statt.

Auch bei der 13 Tage alten Puppe findet man schon den im Lumen gelegenen umfangreichen Zellenkomplex, welcher sicher exogenen Ursprungs ist und zwischen dem in Bildung begriffenen imaginalen Epithel und der abgestoßenen nymphalen Intima liegt, welche letztere hier nicht von der Zellenmasse umfaßt wird, sondern

neben ihr liegt. Auch hier ist die Durchbruchsstelle durch den Darm deutlich nachweisbar.

Der Imaginalring ist gefaltet und zellenreich, proliferiert aber nicht mehr. An ihn schließt sich jetzt noch unmittelbar ein kurzer Darmabschnitt an, welcher überwiegend großkernige und in geringer Anzahl kleinkernige Zellen enthält und der nach hinten in denjenigen Enddarmabschnitt übergeht, welcher keine Adenoblasten enthält und ein einheitliches Epithel besitzt und dessen Lumen von Excreten der MALPIGHI'schen Gefäße zum Teil ganz, zum Teil nur unvollkommen ausgefüllt ist. Der Rectaldrüsenabschnitt läßt schon fertige Rectaldrüsen erkennen, welche ebenso wie die Basalzellen bereits vollkommen imaginalen Charakter tragen. Dies Stadium ist also weiter entwickelt als das vorherbeschriebene einer 14 Tage alten Puppe. Auffallenderweise wurden bei diesem Objekt polygonale Zellen überhaupt nicht nachgewiesen, sodaß allem Anschein nach hier schon eine epitheliale Anordnung aller früher die beschriebenen Haufen bildenden Zellen stattgefunden hat, weshalb auch der Dünndarmabschnitt seine imaginale Länge fast schon besitzt. Nur am vordersten Ende des Enddarmes ist der imaginale Zustand noch nicht erreicht.

In der Pleura finden sich neben jungen imaginalen Muskeln noch reichlich Körnchenkugeln und freie Fettzellen.

Bei einer 11tägigen Puppe finde ich die imaginale Muskulatur und Intima schon angelegt. Rectaldrüsen und Basalzellen sind ungefähr in demselben Entwicklungszustand wie bei der 14 Tage alten Puppe, die Adenoblasten liegen durchweg nach innen von den Basalzellen, welche kleine und meistens noch dichte Haufen bilden. Polygonale Zellen fehlen ganz, der Dünndarm hat seine imaginale Länge noch nicht erreicht, seine Zellen haben ihre definitive Form und Färbbarkeit noch nicht angenommen.

Bei der 10 Tage alten Puppe sind die Rectaldrüsen nur durch Adenoblasten vertreten, welche häufig, jedoch nicht durchgängig basal von polygonalen Zellen liegen. Danach ist anzunehmen, daß eine nachträgliche Durchwanderung der Adenoblasten durch die polygonalen Zellen stattfindet, welche dann nach stattgehabter Translokation zu Basalzellen werden. Bei ihrer Lage zwischen der Oberfläche und den Adenoblasten oder andern Epithelzellen können diese Zellen als Myoblasten nicht in Frage kommen. Da aber, wo die polygonalen Zellen an der Basis des Epithels liegen, in enger Nachbarschaft mit den ihnen nicht unähnlichen Myoblasten, welche

größtenteils schon zur Myenbildung zusammengetreten sind, könnte man versucht sein, die polygonalen Zellen gar nicht dem Epithel, sondern der Pleura zuzurechnen, da hier die Grenze zwischen den epithelialen und pleuralen Zellen in der Tat nur sehr schwer und stellenweise überhaupt nicht zu bestimmen ist. Bilder, welche die von Verson¹⁾ beobachtete Entstehung der Myoblasten zur Anschauung gebracht hätten, sind mir nirgends begegnet. Die Myenbildung findet also hier in anderer Weise statt. Überhaupt ist der Verlauf der innern Metamorphose keineswegs bei den Lepidopteren durchgängig derselbe, wie ich mich selbst an der Hand fremder Präparate überzeugen konnte, sodaß bei der Verschiedenheit der Objekte meine Befunde gegen Verson's abweichende Darstellung nichts beweisen. — Echte Myoblasten werden jedenfalls auf dem vorliegenden Stadium noch vorgefunden, doch kann ich sie auf Grund meines Materials nur zu denjenigen Myoblasten in genetische Beziehung bringen, welche zuerst an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm auftreten. Dafür sprechen auch die Befunde an einer

9 Tage alten Puppe, bei welcher ich die Myoblasten des Imaginalringes und der sich anschließenden Enddarmpartie in lebhafter caryokinetischer Teilung antrat, während zugleich ein großer Teil der Myoblasten schon begonnen hat ein Muskelnetz zu bilden, ohne daß schon im hintern Enddarmabschnitt Myoblastenhäufchen nachweisbar wären und die Proliferation im Dünndarm noch nicht begonnen hat, also weder Adenoblasten noch polygonale Zellen nachweisbar sind. — Das jüngste Stadium, in welchem Adenoblasten in basaler Lage und polygonale Zellen, welche zum Teil später zu Basalzellen der Rectaldrüsen, zum Teil aber zu gewöhnlichen Epithelzellen werden, nachgewiesen werden konnten, ist das der schon beschriebenen Puppe am 5. Tage. Daraus, daß die Adenoblasten zuerst basal liegen und über ihnen sich das Epithel schließt, welches schon eine Intima entwickelt hat, bevor die Drüsenzellen an die Oberfläche rücken, erklärt es sich, daß die Rectaldrüsen eine eigne Membran haben und die Intima, welche sie selbst nicht gebildet haben, über sie hinwegzieht und von ihnen durch einen Lückenraum getrennt bleibt.

1) E. Verson, Zur Entwicklung des Verdauungscanals bei *Bombyx mori*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 82, 1905.

Zusammenfassung.

1. Epithelwand.

Am Enddarm der erwachsenen Larve unterscheidet man nach ihrem histiologischen Aufbau folgende Abschnitte:

1. den hintern Imaginalring,
2. einen zwischen diesem und dem Sphincterabschnitt gelegenen kurzen Darmteil,
3. den vordern Sphincterabschnitt mit den Einmündungen der Vasa Malpighii.
4. Den Dünndarm.
5. Den am Ende des Dünndarmes gelegenen schwachen hintern Sphincterabschnitt und
6. das Rectum.

Man wird den 2. und 3. Abschnitt als vordern Sphincterabschnitt zusammenfassend bezeichnen können, den 5. Abschnitt als Teil des Dünndarmes auffassen müssen und dann, wie es im Text der vorliegenden Arbeit geschehen ist, unterscheiden: 1. den hintern Imaginalring. 2. den Sphincterabschnitt, 3. den Dünndarm, 4. das Rectum.

Nach der letzten Defäkation ist eine Proliferation am Imaginalring noch nicht zu bemerken; auch die übrigen Enddarmabschnitte zeigen keine starken Veränderungen. Die Proliferation im 1. Enddarmabschnitt beginnt erst, nachdem die Larve angefangen hat, sich einzuspinnen. während in den folgenden Abschnitten nur geringe Umformungen stattfinden, welche ausführlich beschrieben wurden. Einige Stunden nach dem Beginn des Spinnens bemerkt man eine starke Verengerung des ganzen Darmlumens mit Ausschluß des Rectums. Die Proliferation der Kerne des Imaginalringes dauert fort, und mit ihr hängt es zusammen, daß der folgende Abschnitt einen weit größern Kernreichtum aufweist als früher. Gleichzeitig zeigen sich Veränderungen im Bau und in der Färbbarkeit der Dünndarmzellen, während das Rectum noch am wenigsten von der Umbildung betroffen erscheint. 18 Stunden nach dem Beginn des Spinnens erfolgt die Entleerung des Inhaltes der Vasa Malpighii in den Dünndarm. Im Epithel des Imaginalringes finden caryokinetische Teilungen statt, die weite Kommunikation zwischen dem Mitteldarm und vordern Enddarmabschnitt bleibt erhalten, während der geschlossene Sphincter die Excretmassen vom Mitteldarm abschließt.

Dagegen dringen bis zum Sphincter Inhaltmassen vor, welche allem Anschein nach aus dem Mitteldarm stammen. Indem der Dünndarm durch die Excrete stark aufgetrieben wird, zeigt sein Querschnitt jetzt eine von der frühern auffallend verschiedene Form (Fig. 35, 36 im Vergleich mit Fig. 30), während die Dünndarmzellen, von der Larvenintima noch vollkommen geschützt, durch die Excrete nicht beeinflußt erscheinen und fast unverändert bleiben. Im Rectum vollzieht sich die Abstoßung der Intima, indem die platten Zellen höher werdend kubische oder cylindrische Form annehmen und durch eine Limitans (?) an ihrer Oberfläche begrenzt werden. Die Abstoßung der Intima erfolgt nicht plötzlich, sondern durch langsame und ungleichmäßige Ablösung von der Epitheloberfläche. Die im Dünndarm gelegene Excretmasse scheint das Rectum unter Mitwirkung des Dünndarmsphincters schnell zu passieren, um in Form schmieriger Tropfen aus dem Anus austretend zu einem gelben, stäubenden Pulver zu vertrocknen.

Am 2. Tage nach dem Beginn des Spinnens löst sich die Larvenintima vollständig vom Epithel des Imaginalringes los, verschiebt sich aber noch nicht nach hinten. Im zweiten Darmabschnitt ist das Epithel jetzt vollkommen faltenfrei und die abgestoßene Larvenintima durch eine Oberflächenschicht ersetzt, welche sich aus sehr kurzen, parallelen, senkrecht zur Oberfläche stehenden Stäbchen oder einer doppelten Körnerreihe zusammensetzt, deren Körner durch Stäbchen verbunden sind. Das Darmlumen ist so stark reduziert, daß es von der Larvenintima ausgefüllt wird, und das Epithel der Darmwand wird hoch, seine Kerne stehen dicht gedrängt und liegen scheinbar, wie am Vorderdarm, stellenweise zu mehreren vereint in einer gemeinsamen Sarcmasse. Überhaupt gleicht dieser Abschnitt jetzt in vieler Beziehung dem gleichaltrigen Vorderdarm. Auch in den übrigen Darmabschnitten ist die Intima jetzt vollständig vom Epithel getrennt.

Kurz vor der Häutung zur Puppe zieht sich die Intima nach hinten zurück und verschwindet zuerst aus dem vordersten Enddarmabschnitt, ohne daß an diesem jetzt schon eine Ersatzschicht der Oberfläche gebildet würde. Der Sphincter ist nicht mehr imstande, einen Verschuß zu bewirken, besitzt aber schon die nymphale Intima, deren Fehlen im Imaginalringabschnitt, der durch die Teilungen seiner Zellen an Ausdehnung gewonnen hat, sich aus der Proliferation erklären dürfte, welche die Bildung einer Intima während

ihrer Dauer als unpraktisch erscheinen läßt. Bei der Häutung zur Puppe wird die gesamte larvale Intima aus dem Enddarm entfernt.

Am 1. Tage der Rippenperiode kommt eine nymphale Intima zur Entwicklung, welche später durch die imaginale ersetzt wird. Der Zellenreichtum der Darmwand nimmt nunmehr infolge umfangreicher Degeneration erheblich ab, und der sechsteilige Bau des Enddarmes geht in einen schlauchförmigen über und bleibt schließlich nur noch an der später abgestoßenen Intima der Puppe erhalten. Die Degenerationsprodukte des Epithels werden allem Anschein nach von den freien Zellen („Körnchenkugeln“) aufgenommen. Eine scharfe Abgrenzung zwischen den einzelnen Darmabschnitten nach ihrem histiologischen Bau ist am Anfang der Puppenperiode nicht mehr möglich. Am vordern Dünndarmende treten schon vom ersten Tage der Puppenperiode an Kerne auf, welche sich zur Teilung anschicken und deren Proliferation später eine lebhaftere wird. Die sich teilenden Zellen sind keine embryonalen Elemente, sondern solche, welche während der Larvenperiode echte Dünndarmzellen waren und vor der Proliferation nur eine Umformung erfahren haben, ohne embryonalen Charakter anzunehmen. Die Teilung erstreckt sich nicht auf alle Zellen der Darmwand, doch unterscheiden sich die proliferierenden vor dem Eintritt in die Teilungsphase durch nichts von den übrigen Zellen des Epithels. Zu derselben Zeit beginnt die Abstoßung der nymphalen Intima, und wir sehen somit den Dünndarm in die dritte Phase seiner Entwicklung eingetreten, welche vom Pupp Darm zur Ausbildung des imaginalen Darmes führt und der Häutung der Puppe zur Imago parallel geht. Im Epithel gehen Degeneration und Proliferation der Zellen Hand in Hand, wobei auch vereinzelt Zellen in das Lumen abgestoßen werden und eine dimorphe Darmwand gebildet wird, in welcher größere Zellen als Vorläufer der Rectaldrüsen, also Adenoblasten zwischen den übrigen kleinern Zellen auftreten. Als formerhaltende Schicht tritt an Stelle der abgestoßenen Intima vorübergehend eine Grenzlamelle auf. Hinter dem proliferierenden Abschnitt ist dagegen die nymphale Intima noch wohl erhalten, und die Grenzlamelle fehlt hier. Im hintern Abschnitt werden Degenerationen von Epithelzellen nicht mehr beobachtet, wohl aber vereinzelt Kernteilungsfiguren, doch führt hier die Vermehrung nicht zur Ausbildung verschiedenartiger Zellen.

Mit der vollständigen Abstoßung der nymphalen Intima am 5. und 6. Tage verengt sich das Darmlumen noch mehr unter gleich-

zeitigem Nachlassen der Epitheldegeneration, und die erste Anlage der imaginalen Intima vollzieht sich. Zugleich nimmt der Zellenreichtum in der proliferierenden Darmwand kontinuierlich und beträchtlich zu, und schon in diesem Alter, häufig aber auch erst später, nehmen die großen Zellen die Gestalt der Rectaldrüsen an, während sich der entsprechende Darmabschnitt in Längsfalten zu legen beginnt. Außer den Rectaldrüsen werden fortgesetzt durch Teilung kleine Zellen gebildet, welche oft nicht genügenden Raum finden, um sich epithelial anzuordnen und daher, zu Haufen zusammengedrängt, einander polygonale Formen geben (polygonale Zellen). Diese Zellen ordnen sich teils später in den epithelialen Verband ein und werden zu gewöhnlichen Dünndarmzellen, teils geraten sie in Lagebeziehungen zu den Rectaldrüsen und bilden an deren Basis die Basalzellen. Die eingehenden Daten, welche dieser Auffassung zugrunde liegen, sind mit den Figuren und der vorstehenden Abhandlung gegeben. — Im weiteren Verlauf der Entwicklung erstreckt sich das Wachstum vorwiegend auf diejenige Darmpartie, welche zwischen der Einmündung der Vasa Malpighii und dem später sich ausbildenden Blinddarm liegt. Die ursprünglich dicht hinter den die Vasa Malpighii aufnehmenden Divertikeln entstehenden Rectaldrüsen werden dadurch sekundär mit der ganzen Darmpartie, der sie angehören, nach hinten verschoben. Der ganze Enddarm erfährt eine beträchtliche Verlängerung und Verengerung seines Lumens dem larvalen Enddarm gegenüber, doch wird letztere wieder ausgeglichen durch die außerordentliche Expansionsfähigkeit, welche dem Cecum und dem dieses tragenden Darmteil ihre starke Längsfaltenbildung verleiht.

Im ganzen sehen wir also den Enddarm zwei Häutungen durchmachen, mit deren erster der larvale Enddarm sich in die von ihm verschiedene Form des Puppendarms verwandelt, während im Anschluß an die zweite Häutung der Puppendarm unter einschneidenden Veränderungen sich zum Imaginaldarm metamorphosiert. Larven-, Puppen- und Imaginal-Enddarm sind demnach voneinander verschieden.

2. Pleura.

In der Zeit nach der letzten Defäkation findet man am ganzen Enddarm stellenweise reichliche Leucocytenansammlungen. Zu derselben Zeit, in welcher die Proliferation am vordern Enddarmabschnitt zuerst beobachtet wird, also mit dem Beginnen des

Spinnens, treten in der Umgebung des Imaginalringes Myoblasten auf, welche sich während der folgenden Stunden vermehren, mit den Imaginalringzellen aber in keinem genetischen Zusammenhange stehen. 18 Stunden nach dem Beginne des Spinnens bemerkt man deutliche Zeichen der Degeneration in einigen der in großer Anzahl vorhandenen Myoblasten, und die Muskeln in der Nachbarschaft der letztern zeigen die ersten Spuren der Auflösung, indem sie zum Teil Säurefuchsin aufnehmen. Weiter hinten aber erhalten sie sich noch vollkommen unverändert. Die Myoblasten breiten sich schon bis zum Bereich des Sphincters und der Proliferationsringe der Vasa Malpighii aus. Am Dünndarm ist die Muscularis noch vollkommen intakt. Am 2. Tage nach dem Beginne des Spinnens sind die Myoblasten zum großen Teil im Zustande der Degeneration, welche zu einer vollständigen Auflösung einer beträchtlichen Anzahl dieser Zellen führt, während sich der überwiegende Rest intakt erhält. Die Muskulatur läßt im zweiten Darmabschnitt deutliche Anzeichen der Auflösung erkennen, welche mit dem Schwinden des Sarcolemmas zu beginnen scheint, aber jetzt auch schon die Fibrillen betrifft, welche in der beschriebenen eigentümlichen Weise zerfallen, indem gleichzeitig Wanderzellen in Gestalt von Körnchenkugeln auftreten. Da die Körnchenkugeln sich hier anders verhalten als im Vorder- und Mitteldarm, läßt sich aus den früher angegebenen Gründen ein sicheres Urteil über ihre Natur und Herkunft nicht begründen. — Die Larvenmuskulatur ist bei der Puppe am 1. und 2. Tage zum Teil noch erhalten, doch zeigen nur sehr wenige Fasern noch Querstreifung, während andere schon völlig aufgelöst sind. Am 3. und 4. Tage werden die Myoblasten größtenteils schon zu Fasern; die Myenbildung beginnt am vordern Enddarmende, wo kaum noch Reste alter Fasern angetroffen werden, und am 4. Tage sind schon mehrkernige Muskelfasern vorhanden, welche wahrscheinlich als Neubildungen und nicht als Reste larvaler Myen angesehen werden müssen, welche letztern noch teilweise vorhanden und an ihren größern Kernen kenntlich sind. Zu einer sichern, in allen Punkten genügend gestützten Auffassung von der Art und Weise des Muskelzerfalls geben die schwierigen Bilder keine ausreichenden Daten. — Zwischen die Körnchenkugeln mischen sich freigewordene Zellen des Fettkörpers. Vom 5. bis zum 6. Tage findet man in der Pleura große Kerne als letzte Residuen der Larvenmuskulatur, welche weiterhin ebenfalls verschwinden. Ob sie vollständig aufgelöst werden oder sich unter Umbildung erhalten, läßt sich nicht ermitteln.

Wie am Vorderdarm, so sehen wir auch am Enddarm pleurale Zellen (Myoblasten) die Darmwand durchbrechen und in dessen Lumen gelangen, in welchem sie teils degenerieren, teils sich bis zum Imaginalzustand erhalten. Es handelt sich hierbei namentlich um solche Zellen, welche zu den Vasa Malpighii in näherer topographischer Beziehung stehen. — Im ganzen habe ich den Eindruck gewonnen, als ob eine vollständige Auflösung der larvalen Muskulatur der Neubildung der imaginalen vorausgehe, welche letztere von den Myoblasten ausgeht, die als freie Zellen zuerst in der Umgebung des vordern Enddarmendes in auffallend großer Zahl auftreten. Bei dieser ungewöhnlichen Menge der Myoblasten konnte man von vornherein erwarten, daß sie nicht alle zur Bildung der imaginalen Muskulatur verbraucht werden könnten, wenn diese nicht sehr viel kräftiger ausfallen sollte, als es tatsächlich der Fall ist; daher kann es auch nicht befremden, daß noch bei der Imago Zellen im Myoblastenstadium angetroffen werden. Sehr auffallend aber ist die Entfernung einer großen Anzahl von Myoblasten aus der Pleura durch Übertritt in das Darmlumen unter umfangreicher Perforation der Epithelwand. Doch ließe sich dieses Verhalten wohl erklären, wenn man verstehen könnte, weshalb überhaupt ein so enormer Überschuß an Myoblastenmaterial gebildet wird.

Schlußbemerkungen.

In dem ersten Teil der vorliegenden Arbeit¹⁾ habe ich die Untersuchung des Verhaltens des Darmes während der Metamorphose an *Cybister roeseli* CURTIS durchgeführt und bin zu Resultaten gekommen, welche mit den Ergebnissen der Studien anderer Forscher auf dem gleichen Gebiet zum Teil nicht übereinstimmen und mich veranlaßt haben, von dem gefundenen Gesichtspunkte aus ein Urteil über die abweichenden Vorgänge zu gewinnen, über welche Berichte in der Literatur vorliegen. In erster Linie mußte entschieden werden, ob mit der Häutung zur Puppe und zur Imago jedesmal eine Umbildung des Darmes stattfindet, welche uns berechtigt, von einem spezifischen Larven-, Puppen- und Imaginaldarm zu sprechen, wie ich es bei *Cybister* nachweisen konnte, und falls es sich bestätigte, daß den Literaturangaben entsprechend das Puppenepithel mit dem imaginalen identisch sein könne, war die Antwort auf die Frage zu geben, in welchem phylogenetischen Verhältnisse beide

1) In: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat., 1904, p. 499—676.

Entwicklungsweisen zueinander stehen. Als Resultat der Untersuchung der Darmmetamorphose von *M. castrensis* hat sich nun mit Rücksicht auf diese Frage ergeben, daß im Vorder- und Enddarm mit der jedesmaligen Häutung auch eine Umformung des Nahrungskanals Hand in Hand geht, während der Mitteldarm sich anders verhält und es zur Ausbildung eines später ersetzten Puppenepithels nicht kommt. Da nun das Verhalten von *Cybister* wohl kaum als ein sekundär erworbenes angesehen werden kann und das Festhalten an primären Zuständen hier um so leichter verständlich ist, als die Larven in ihrer Ernährungsweise von den Imagines wenig abweichen (beide sind carnivor), so wird man das Verhalten der Lepidopteren u. a. Insecten als sekundär erworbenes ansehen können, bei welchem eine „cänogenetische Fälschung“, eine zweckmäßige Abkürzung der Entwicklung, dadurch erreicht wurde, daß das überflüssige Puppenepithel nicht mehr zur Ausbildung kam, sondern an seine Stelle unmittelbar der imaginale Mitteldarm trat. Man kann das Puppenepithel unzweckmäßig nennen, wenn man berücksichtigt, daß die Puppe nicht frißt. Es kann aber zweckmäßig sein, wenn das Larvenepithel noch verdaut werden soll, was von Zellen, welche tierische Nahrung zu verarbeiten prädisponiert sind, leicht geschehen kann und bei *Cybister* auch geschieht. Aber es ist nicht einzusehen, was bei *Cybister* erhaltend auf das Puppenepithel gewirkt haben sollte, da ja das imaginale Epithel das larvale ebensowohl verdauen könnte. Andererseits aber ist auch, wie wir sicher annehmen können, das Puppenepithel nicht mehr als überflüssig, d. h. seine Entwicklung bedeutet keine so weit gehende Beeinträchtigung des Tieres, daß es ausgeschaltet werden mußte, sonst wäre es nicht da. Man sollte nun annehmen, daß bei den Lepidopteren das Puppenepithel nötig wäre unter der Voraussetzung, daß das Larvenepithel für den Organismus noch nutzbar gemacht werden sollte, und man würde dann auch verstehen, weshalb ein tierische Zellen verdauendes Puppenepithel dem nur zur Verdauung pflanzlicher Stoffe eingerichteten Imaginalepithel vorausgeht. Aber erstens kann nicht erwiesen werden, daß der Organismus, wie bei *Cybister* anzunehmen ist, der dem Larvenepithel zu entnehmenden Stoffe bedarf, und zweitens kommt gerade hier, wo man sein Auftreten in dem angedeuteten Sinne verstehen könnte, tatsächlich ein Puppenepithel nicht zur Entwicklung, welches dem von *Cybister* gleichgesetzt werden dürfte. Auf diesem Wege kommen wir also nicht zum Ziel.

Bei den Lepidopteren (soweit sie untersucht sind) war das

Puppenepithel überflüssig, sonst wäre es nicht verschwunden. Bei *Cybister* kann es ebenfalls wenigstens von sehr untergeordnetem Nutzen sein, und wir verstehen dann ebensowenig, weshalb sich das Puppenepithel hier erhielt, d. h. ontogenetisch rekapituliert wird, wie wir zahlreiche Fälle der Erhaltung rudimentärer Organe gar nicht oder nur in sehr unbestimmter Weise aus der Korrelation der Organe erklären können. Einen Nutzen des Fortfalls des Puppenepithels aber können wir sehr wohl in der Stoffersparnis erblicken. Diese herbeizuführen sehen wir die Insecten während der Metamorphose zwei Wege einschlagen: entweder wird (cf. Russ) nicht mehr das ganze Mitteldarmepithel der Puppe (wie bei *Cybister*) abgeworfen, sondern nur ein Teil des Puppenepithels gelangt in der von Russ beschriebenen Weise ins Darmlumen und wird entfernt, wodurch der Mitteldarm die erforderliche Verkürzung erfährt, während der andere Teil des Puppenepithels unmittelbar zum definitiven Epithel wird, oder es wird bei der Ausbildung des Puppenepithels von vornherein dafür gesorgt, daß Anzahl und Entwicklung der Regenerationszellen den Bedürfnissen der Imago entsprechen, und somit einer Wiederholung des Abstoßungsprozesses vorgebeugt, wie es bei *M. castrensis* zutrifft. Wenn wir so in der Lage sind, zu verstehen, weshalb die Ausbildung des Puppenepithels unterbleiben kann, so erscheint doch eine befriedigende Erklärung dafür einstweilen nicht möglich, daß sie bei *Cybister* nicht auch unterbleibt. In der größern Verschiedenheit des larvalen und imaginalen Darmes kann um so weniger ein ausreichender Grund gefunden werden, als ja dieselben indifferenten embryonalen Zellen es sind, welche einmal die Epithelschicht des Puppendarmes, das andere Mal das Imagoepithel direkt liefern.

Bei *M. castrensis* könnte zur Beantwortung der Frage nach dem Grunde für den Ausfall des Puppenepithels die Tatsache herangezogen werden, daß der Darm mit Ausschluß des Proctodäums überhaupt überflüssig erscheint, weil die Imago mit ihren verkümmerten Maxillen keine Nahrung aufnimmt. Nur der Enddarm hat noch insofern eine Funktion, als er zur Ausleitung der Excrete dient, welche in den Vasa Malpighii, solange das Tier lebt und ein Stoffwechsel stattfindet, auch ausgeschieden werden dürften. Man könnte nun sagen: der Mitteldarm in der Form, in welcher er bei der Imago angetroffen wird, entspricht nicht mehr dem imaginalen Darm der übrigen Insecten (*Cybister* etc.), sondern der Puppendarms erhält sich, während der Imaginaldarm gar nicht mehr zur Aus-

bildung kommt. Inwieweit diese Argumentation zulässig sei, würde die Untersuchung der Darmmetamorphose solcher Lepidopteren zu erweisen haben, welche während des Imaginalzustandes Nahrung aufnehmen. Verständlich wäre aber, ihre Richtigkeit vorausgesetzt, das Verhalten des Vorderdarmes ebensowenig wie das Dasein eines (wenn auch dem Puppendarm entsprechenden) Mitteldarmes anders als unter Zuhilfenahme der korrelativen Verhältnisse, welche ein Rudimentärwerden des Darmes nicht gestatten, weil die gesamte übrige Organisation das Vorhandensein eines Darmes voraussetzt und daher beim Fortfall eines andern Bedürfnisses zum Besitz eines Nahrungskanals dessen Erhaltung bewirkt. Man könnte dieses Verhalten unter dem Bilde der Ideenassoziation begreifen. Auch die Erhaltung des Dünndarmes mit seinen zur Resorption bestimmten Zellen, des Cöcums und der Rectaldrüsen erklärt sich keineswegs allein aus dem Umstande, daß eine Kommunikation der Vasa Malpighii mit der Außenwelt aufrecht erhalten werden müsse. Den Darm als rudimentär anzusehen, wäre also unter alleiniger Berücksichtigung des Mitteldarmes im Hinblick auf dessen secernierende Tätigkeit schon nicht möglich und verbietet sich ebenso bei genauer Betrachtung der imaginalen Ausbildungsform des Vorder- und Enddarmes.

Daß am Proctodäum und Stomodäum die primären Verhältnisse beibehalten werden, erklärt sich aus dem Zusammenhang der Intima mit der Haut. Aber die Abstoßung der Intima kann nicht die Umbildung der beiden Darmabschnitte während dieses Prozesses primär bedingt haben; vielmehr erforderten die Umbildungen des Epithels die Abstoßung der nicht mehr plastischen Chitinschicht. Da aber die Abstoßung wegen des Zusammenhanges der Intima mit der äußern Haut beibehalten und entsprechend wiederholt wurde, blieben auch die wenigstens bis zu einem gewissen Grade phylogenetisch verständlichen Umformungen der Epithelwand bestehen, ohne daß eine Kürzung des Entwicklungsprozesses sich anbahnte, welche zum direkten Übergang des larvalen in das imaginale Epithel führte. So finden wir also im Proctodäum und Stomodäum während der Puppenperiode ein Epithel entwickelt, welches weder dem imaginalen noch dem larvalen gleich ist, jedoch den Übergang zwischen beiden im Anschluß an die Häutungen vermittelt.

Zum Schluß sei noch kurz auf einige neuere Arbeiten sowie auf solche eingegangen, welche die Darmmetamorphose der Lepidopteren behandeln.

Die Abstoßung des Mitteldarmepithels wurde schon von CASA-GRANDE¹⁾ an der Seidenraupe beobachtet. Auf die vielfach unrichtigen Deutungen seiner Präparate gehe ich hier im einzelnen nicht ein. Erwähnt sei nur, daß nach der Beschreibung diesem Autor jedenfalls ganz ähnliche Bilder vorgelegen haben, wie ich sie am Mitteldarme von *M. castrensis* antraf, die er aber so unzutreffend beurteilt, daß er zu folgendem unhaltbaren Satze kommt: „Frattanto ho ragione di trarre dalle mie osservazioni questa conseguenza: che cioè l'epitelio dell' esofago e dell' intestino posteriore dell' insetto perfetto derivi dall' epitelio dell' intestino medio; ed in tal caso nell' insetto a completo sviluppo l'epitelio esofageo e quello dell' intestino posteriore non sarebbero più produzioni ectoblastiche, come nella larva, ma sarebbero derivazioni dell' ipoblasto, come sappiamo avvenire nell' embrione pel mesenteron.“

Nach FRENZEL's²⁾ Beobachtungen bleibt es zweifelhaft, ob den Mitteldarm von *Ephestia kuehniella* LVE. während der Metamorphose überhaupt eine tiefgreifende Umformung betrifft, denn er sagt p. 259: „Ganz ebenso wie im Mitteldarme der Larve von *Ephestia* sehen die Epithelzellen auch bei Puppe und Imago aus. Es findet hier also, wie es scheint, bei der Verpuppung eine Veränderung der Epithelzellen selbst nicht statt.“ Es wäre demnach eine Untersuchung dieser Verhältnisse bei den Stenmatoncopoden (KARSCH) erwünscht.

Der früher von mir³⁾ zugunsten einer wiederholten Epithel-erneuerung angeführte Passus in FRENZEL's Arbeit erscheint nach Abschluß meiner vorliegenden Untersuchung für diese nicht mehr als beweisend, da der genannte Autor augenscheinlich den Ablauf der Epithelregeneration nicht Stufe für Stufe verfolgt hat. Wenn auch die von FRENZEL angenommene Epithelregeneration möglicherweise bei den von ihm untersuchten Lepidopteren existieren kann, wird sie doch durch meine Beobachtungen nicht bestätigt und erscheint unwahrscheinlich, während sie im Vergleiche mit den bei *Cybister* konstatierten Verhältnissen so viel für sich hatte, daß sie

1) D. CASAGRANDE, Sulle trasformazioni che subisce il sistema digerente dei Lepidotteri, passando dallo stato larvale a quello d'insetto perfetto, in: Bull. Soc. entomol. italiana, Anno 19, Firenze 1887.

2) FRENZEL, Einiges über den Mitteldarm der Insecten sowie über Epithelregeneration, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 26, 1886.

3) In: Zool. Anz., Vol. 26, 1903, p. 549.

von mir in diesem Sinne im ersten Teile dieser Arbeit bewertet wurde¹⁾, zumal sie durch Verson²⁾ bestätigt zu sein schien.

Verson hat neuerdings³⁾ die Resultate seiner dankenswerten Studien der Metamorphose des Darmkanals in deutscher Sprache veröffentlicht. Auf die Übereinstimmungen und Verschiedenheiten in der Auffassung der Komponenten des Mitteldarmepithels von Verson und mir gehe ich hier nicht näher ein, weil sie für mein eigentliches Thema, die Regeneration, erst in zweiter Linie in Frage kommen. Aus Verson's Beschreibung kann ich nichts entnehmen, woraus sich auf das Auftreten eines besondern Puppenepithels im Mitteldarm schließen läßt, welches dem von *Cybister* gleichzusetzen wäre. Damit wird meine auf Verson's frühere Mitteilung¹⁾ sowie auf Frenzel's a. a. O. zitierte Angaben gestützte Vermutung hinfällig, welche für die Lepidopteren ein nymphales Mitteldarmepithel annehmen zu können glaubte.⁴⁾ Vielmehr bestätigen meine Befunde am Mitteldarm von *M. castrensis* im allgemeinen Verson's Resultate, wenn auch im einzelnen Abweichungen von untergeordneter Bedeutung vorzuliegen scheinen, welche ihre Erklärung zum Teil sicher in der Verschiedenheit der Objekte finden.

Hinsichtlich der Imaginalringe stimme ich dem von Verson p. 581 aufgestellten Satze bei: „Dem Proliferationsringe des Pylorus fällt auch bei der Verpuppung besonders die Aufgabe zu, mit seinen Emissionen den Hinterdarm zu verlängern, nicht aber dessen Epithel durch Ersatzelemente zu regenerieren.“ Denn das durch die Proliferation des Imaginalringes bewirkte Wachstum ist sowohl im Vorderals auch im Enddarm nur gering, und im Enddarm erfolgt das Hauptwachstum ganz unabhängig von Zellemissionen des Imaginalringes durch lebhafte Proliferation umgeformter larvaler Zellen.

Während Verson schon im larvalen Enddarm „Riesenzellen“ findet, an welche sich die Ringmuskelfasern ansetzen, konnte ich bei *M. castrensis* nichts dem Ähnliches nachweisen und kann daher auch dessen Angabe, daß die „Riesenzellen“ zu den Rectaldrüsen werden, nicht bestätigen. Die Ascendenten der Rectaldrüsen unterscheiden

1) In: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat., 1904, p. 657.

2) In: Zool. Anz., No. 564, 1898, p. 434.

3) E. Verson, Zur Entwicklung des Verdauungscanals bei *Bombyx mori*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 82, 1905.

4) DEEGENER, Die Entwicklung des Darmcanals der Insecten während der Metamorphose, Teil I, *Cybister roeseli* CURTIS, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat., 1904, p. 657.

sich von den übrigen Epithelzellen durch keine Merkmale, welche sie als solche kenntlich machen. Ich stimme insofern mit Verson überein, als ich wie er die Riesenzellen (= Adenoblasten und später Rectaldrüsen) von larvalen Epithelzellen ableite, welche sich jedoch bei meinem Objekt erst während der Proliferation morphologisch differenzieren und nicht von morphologisch schon differenten Komponenten des Larvenepithels abstammen.

Auch hinsichtlich der Entstehung der imaginalen Muskulatur des Darmes bin ich zu andern Resultaten gekommen als Verson. Allem Anscheine nach meint Verson mit den Myoblasten dieselben Zellen, die ich als Basalzellen bezeichne (möglicherweise auch die polygonalen Zellen), welche jedoch seiner Annahme nach zu Muskelzellen werden, während sie nach meinen Beobachtungen mit der Myogenese nichts zu tun haben, dauernd an der Basis der Rectaldrüsen liegen bleiben und dem Epithel genetisch angehören, die Myoblasten dagegen sehr wahrscheinlich vom vordern Enddarmende stammen. Von den Myoblasten in der Umgebung des hintern Vorderdarm- und vordern Enddarmendes berichtet Verson nichts, und da sie seiner Aufmerksamkeit unmöglich entgangen sein können, müssen sie bei *Bombyx mori* fehlen, was auch bei andern Lepidopteren der Fall zu sein scheint, von welchen mir zufällig Präparate vorlagen. Die Entstehung der imaginalen Muskulatur würde dann bei dem Seidenspinner am Vorder- und Enddarm in anderer Weise und nach Verson in wahrscheinlicher genetischer Abhängigkeit von der larvalen Muskulatur zu erklären sein, was ich für die Mitteldarmmuskulatur von *M. castrensis* bestätigen kann. Die Darmmuskulatur erfährt nach Verson in allen Abschnitten zuvor eine Degeneration, bevor die Phagocyten in Tätigkeit treten. Auch diese Angabe findet durch meine Untersuchung ihre Bestätigung. Auffallend genug ist die Tatsache, daß die Mitteldarmmuskulatur anders ersetzt wird als die des Vorder- und Enddarmes. Aber auch bei *Bombyx mori* ist der Entstehungsmodus am Enddarm ein anderer als am Vorder- und Mitteldarm, wenngleich von Verson überall eine genetische Abhängigkeit von larvalen Muskeln vermutet wird, welche am Vorder- und Enddarm von *M. castrensis* allem Anscheine nach nicht vorliegt.

In der Darmmetamorphose der Trichopteren finden sich nach LÜBBEN'S¹⁾ Arbeit manche Übereinstimmungen mit den Lepidopteren.

1) HEINRICH LÜBBEN, Über die innere Metamorphose der Trichopteren. in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat., 1907.

Auch dort findet nach der Entfernung der Nahrungsreste eine Proliferation statt, welche besonders lebhaft im hintern Teil des Ösophagusrohres sich bemerkbar macht, das demnach hier den Charakter eines sogenannten Imaginalringes, d. h. einer hintern Proliferationszone trägt. Wenigstens ist aus LÜBBEN's Text nicht ganz klar ersichtlich, ob und in welchem Maße sich diese Zellvermehrung auch auf die übrigen Abschnitte des Vorderdarmes erstreckt. Im übrigen ist der Bericht LÜBBEN's über den Vorderdarm nicht detailliert genug, um eingehender mit meinen Befunden verglichen werden zu können.

Die Metamorphose des Mitteldarmes der Trichopteren würde in folgenden Punkten mit der Umbildung des gleichen Darmabschnittes bei *M. castrensis* übereinstimmen: Beginn der Regeneration noch während der Larvenperiode. Abstoßung des Larvenepithels und Ersatz desselben durch Regenerationszellen, secernierende Tätigkeit der Puppendarmwand mit Beeinflussung des Larvenepithels (= dem gelben Körper). Eine wiederholte Abstoßung des Epithels, welche das Puppenepithel beseitigt und das definitive Epithel zur Ausbildung bringt, liegt ebensowenig vor wie bei *M. castrensis*, doch erfährt das Puppenepithel eine Umformung, welche die Ausbildung des von ihm verschiedenen Imaginalepithels zur Folge hat. Es scheint übrigens, als sei dem Autor die von RUSS¹⁾ beschriebene Abschnürung eines Teils des Mitteldarmes entgangen, wenn nicht tatsächlich bei den von ihm untersuchten Objekten eine andere Form der Entstehung des definitiven Mitteldarmes vorliegt. Die zweite Abspaltung von Zellen, welche LÜBBEN erwähnt, ist jedenfalls von untergeordneter Bedeutung und kommt in ähnlicher Form wohl überall vor; mit der Abstoßung des Puppenepithels bei *Cybisiter* kann sie also allem Anschein nach nicht verglichen werden.

Im Pylorusabschnitt beobachtet LÜBBEN Zellen in „lebhafter amitotischer Teilung“. Seine Abbildung, fig. 41, spricht nicht so überzeugend für diese Art der Proliferation, daß man nicht zu Zweifeln berechtigt wäre. Ich weiß aus eigener Erfahrung, wie oft man vergeblich nach mitotischen Teilungsfiguren an diesen Stellen sucht, ohne sie zu finden, wenn auch der Vorgang der Proliferation ganz sicher konstatiert werden kann. Da aber in solchen Fällen

1) RUSS, Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia laevis* ZETT.), Teil II, Der Mitteldarm. Dissertation, 1907, Berlin.

schließlich doch in der Regel Mitosen nachgewiesen werden konnten, ist es möglich, daß sie in LÜBBEN's Material nur zufällig fehlten und tatsächlich auch bei den Trichopteren eine caryokinetische Vermehrung an den fraglichen Stellen stattfindet.

Über die Entstehung der Rectaldrüsen sagt LÜBBEN nur wenig, doch scheinen sie nicht unmittelbar aus larvalen Zellen hervorzugehen, worin eine Übereinstimmung mit *M. castrensis* zu erkennen ist, welche auch insofern besteht, als die Zellen, welche die Rectaldrüsen tragen, direkt in das Epithel übergehen, wenngleich sie bei beiden Objekten eine verschiedene Anordnung zeigen. Nach LÜBBEN's fig. 39 scheint auch die Intima über die Rectaldrüsen, allerdings nicht nur über diese hinwegzusetzen, ohne sie zu berühren.

Russ kommt in seiner schon zitierten Arbeit, von welcher vorläufig nur Teil II gedruckt vorliegt, in mancher Hinsicht zu andern Ergebnissen als LÜBBEN. Am Mitteldarm ist es namentlich die merkwürdige und bisher nicht beobachtete Art der Entfernung eines Teils des Epithels, welche uns interessiert. Da Russ auf diesen Punkt mit Rücksicht auf die für ihn in Betracht kommenden Arbeiten selbst näher eingeht, sehe ich hier von einem Vergleich seiner Resultate mit denen anderer Autoren ab. Der Abdruck der ganzen Abhandlung ist noch nicht erschienen, weshalb hier auf den Vorder- und Enddarm nicht eingegangen wird.

Berlin, im Juli 1907.

Erklärung der Abbildungen.

<i>a</i> absteigende Kropfwand	<i>dr</i> Rectaldrüsen
<i>abl</i> Adenoblasten	<i>dt</i> körneliger Detritus
<i>ar</i> äußere Oberflächenschicht des	<i>Ep</i> Epithel
Epithels	<i>f</i> Fettzellen
<i>au</i> aufsteigende Kropfwand	<i>fz</i> freie Zellen
<i>bx</i> Basalzellen	<i>GL</i> Grenzlamelle
<i>bk</i> basophile Körnchen	<i>gv</i> Grenzvacuolen
<i>bl</i> basales Linom	<i>i</i> vorderer Imaginalring
<i>bm</i> Basalmembran	<i>ih</i> hinterer Imaginalring
<i>bz</i> basale (Regenerations-)Zellen	<i>im</i> imaginale Musculatur
<i>bza</i> basale Zellausläufer	<i>in</i> Intima
<i>d</i> Musculus dilatator	<i>ini</i> imaginale Intima

<i>inl</i> Larvenintima	<i>PE</i> Puppenepithel
<i>inp</i> Puppenintima	<i>pl</i> Pleura
<i>ir</i> innere Körnerreihe	<i>pz</i> polygonale Zellen
<i>iv</i> Imaginalring der Vasa Malpighii	<i>Rf</i> Ringfalte
<i>k</i> Basalkörnerreihe des Stäbchensaumes	<i>rm</i> Ringmuskeln
<i>kk</i> Körnchenkugeln	<i>sh</i> seröse Hülle (Tunica propria)
<i>Kr</i> Kropfwand	<i>sk</i> Sekretkugeln
<i>LE</i> Larvenepithel des Mitteldarmes	<i>sl</i> Sarcolemma
<i>lm</i> Längsmuskeln	<i>ss</i> Stäbchensaum
<i>m</i> Darmmuscularis	<i>sw</i> seitliche Zellwand
<i>Md</i> Mitteldarm	<i>sz</i> senile, aus dem Epithelverband auswandernde Zellen
<i>mi</i> Mitose	<i>tr</i> Tracheen
<i>my</i> Myoblasten	<i>v</i> Vacuolen
<i>n</i> Kerne	<i>vm</i> Vas Malpighii
<i>Oes</i> Ösophagus	<i>x</i> eingestülpter Teil des Kropfes.
<i>ol</i> oberflächliches Linom	

Tafel 3.

Fig. 1. Querschnitt durch das Ende der Mundhöhle etwas vor dem Trichterstiel. 125 : 1.

Fig. 2. Halber Querschnitt durch den Ösophagus der fressenden erwachsenen Raupe. 125 : 1.

Fig. 3. Längsschnitt durch die auf- (*au*) und absteigende (*a*) Kropfwand der erwachsenen fressenden Larve auf der Höhe des vordern Imaginalringes. 125 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch eine Längsfalte des Ösophagus einer Larve nach der letzten Defäkation. 125 : 1.

Fig. 5. Teil eines Querschnittes durch den Ösophagus einer Larve einen Tag nach dem Beginn des Spinnens während der Abstoßung der Intima. 125 : 1.

Fig. 6. Teil eines Querschnittes durch den Ösophagus einer 36 Stunden nach dem Beginn des Spinnens fixierten Raupe. Die Gewebe außerhalb der Grenzlamelle (*GL*) sind fortgelassen. 125 : 1.

Tafel 4.

Fig. 7. Teil eines Querschnittes durch den Kropf einer alten Larve nach der Abstoßung der Intima. 125 : 1.

Fig. 8. Schnitt schief quer durch das Kropfende, den Imaginalring und das vordere Mitteldarmende einer Larve kurz vor der Häutung zur Puppe. 125 : 1.

Fig. 9. Halber Querschnitt durch den Ösophagus einer Puppe am 1. Tage. 125 : 1.

Fig. 10. Halber Querschnitt durch den Kropf einer Puppe am 1. Tage. 125 : 1.

Fig. 11. Halber Querschnitt durch das Kropfende einer Puppe am 1. Tage. 125 : 1.

Fig. 12. Hälfte eines Querschnittes durch den Vorderdarm einer 5 Tage alten Puppe. 340 : 1.

Fig. 13. Halber Querschnitt durch das Epithel des Imaginalringabschnitts einer 5 Tage alten Puppe. 340 : 1.

Fig. 14. Teil eines Querschnittes durch den Ösophagus der jungen Imago. 340 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch einen Teil der Mitteldarmwand der erwachsenen fressenden Larve vor dem Beginn der Secretausscheidung. 125 : 1.

Tafel 5.

Fig. 16. Längsschnitt durch einen Teil der Mitteldarmwand der erwachsenen fressenden Raupe während der Secretausscheidung. 125 : 1.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm. *i* Imaginalring, *LE* Epithel des Mitteldarms, *m* Muscularis. Fressende erwachsene Larve. 125 : 1.

Fig. 18. Querschnitt durch einen Teil der Mitteldarmwand einer Raupe ungefähr 18 Stunden nach dem Beginn des Spinnens. Larvenepithel (*LE*) während der Abstoßung unter Vermittlung der Grenzvacuolen (*gv*) nach Ausbildung des Puppenepithels (*PE*). 125 : 1.

Fig. 19. Mitteldarmquerschnitt einer alten Raupe kurz vor der Häutung zur Puppe. Larvenepithel (*LE*) abgestoßen im Darmlumen. *PE* das die neue Darmwand bildende Puppenepithel mit der larvalen Pleura (*lm*, *Im*). 26 : 1.

Fig. 20. Querschnitt durch einen Teil des Mitteldarmes einer alten Raupe kurz vor der Häutung zur Puppe, etwas älter als Fig. 19. 125 : 1.

Fig. 21. Querschnitt durch einen Teil der Mitteldarmwand am vordern Ende einer Puppe am 1. Tage. Puppenepithel (*PE*) während der Secretausscheidung. 125 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch einen weiter analwärts gelegenen Teil der Mitteldarmwand einer Puppe am 1. Tage. Puppenepithel im Ruhezustand. 125 : 1.

Fig. 23. Teil eines Querschnittes durch den Mitteldarm einer 4 Tage alten Puppe. 340 : 1.

Fig. 24. Teil eines Querschnittes durch den Mitteldarm einer 5 Tage alten Puppe. Pleura mit Körnchenkugeln (*kk*) und im Schwinden begriffener Muscularis. 520 : 1.

Fig. 25. 4 Epithelzellen aus dem Mitteldarm einer 13 Tage alten Puppe. 340 : 1.

Fig. 26. Teil eines Querschnittes durch die epitheliale Wand des Mitteldarmes einer jungen Imago (♀). 340 : 1.

Tafel 6.

Fig. 27. $\frac{1}{3}$ eines Querschnittes durch die hintere Sphincterpartie einer fressenden erwachsenen Larve. 125:1.

Fig. 28. Querschnitt durch 2 Längsfalten des hintern Imaginalringes einer fressenden erwachsenen Raupe. 125:1.

Fig. 29. Teil eines Querschnittes durch den zweiten Enddarmabschnitt zwischen Imaginalring und Sphincterabschnitt, näher dem letztern. 125:1.

Fig. 30. Stück eines Querschnittes durch den Dünndarm einer erwachsenen fressenden Larve in ungefülltem Zustande. 125:1.

Fig. 31. Teil eines Querschnittes durch die Epithelwand des hintern Dünndarmendes nahe der Grenze zum Rectum. 125:1.

Fig. 32. Teil eines Querschnittes durch das Rectum einer erwachsenen fressenden Larve. 180:1.

Fig. 33. Proliferierender hinterer Imaginalring einer Larve 18 Stunden nach dem Beginn des Spinnens. Teil eines Querschnittes. 180:1.

Fig. 34. Schnitt durch den Imaginalring der Enddarmdivertikel, in welche die Vasa Malpighii einmünden. 18 Stunden nach dem Beginn des Spinnens. 125:1.

Fig. 35. Querschnitt durch den Dünndarm einer Raupe 18 Stunden nach dem Beginn des Spinnens, gefüllt mit den Excreten der V. Malpighii (letztere nicht in die Zeichnung eingetragen). 26:1.

Tafel 7.

Fig. 36. Eine Doppelfalte aus der Fig. 35 stärker vergrößert. 125:1.

Fig. 37. Vorderer Dünndarmabschnitt einer 2 Tage alten Puppe während der Proliferation. 340:1.

Fig. 38. Teil eines Querschnittes durch den Enddarm hinter der Proliferationszone mit degenerierendem Epithel. 4 Tage alte Puppe. 340:1.

Fig. 39. Teil eines Querschnittes durch den proliferierenden Dünndarmabschnitt einer 5 Tage alten Puppe. 125:1.

Fig. 40 wie Fig. 39, weiter analwärts. 340:1.

Fig. 41. Teil eines Querschnittes durch den Enddarm einer 14 Tage alten Larve. 340:1.

Fig. 42. Stück eines Querschnittes durch die Dünndarmwand der jungen Imago (♀) mit Rectaldrüsen. 340:1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

The Histogenesis of *Cysticercus pisiformis*.

By

Robert Thompson Young, Ph. D., University of North Dakota.

(Studies from the Zoological Laboratory, The University of Nebraska.)

Mit Tafel 8–11.

Table of Contents.

	Page
1. Introduction	183
2. Material and Methods	184
3. Histogenesis	186
a) Earlier Stages of Development	186
b) Parenchyma and Chalk Bodies	189
c) Cuticula and Hooks	192
d) Musculature	196
e) Excretory System	201
f) Nervous System. "Myoblasts"	210
g) Sub-cuticula. Epithelial Question	224
4. Cytogenesis and Nuclear Significance	233
5. Conclusions	244
6. Appendix	245

1. Introduction.

In order to obtain a true insight into the structure of the Cestodes, which, while apparently complex, is actually simple, and to find the correct answer to those questions concerning their organi-

zation, which have been so warmly disputed in the past, it is necessary, not merely to study in detail many and varied adult forms, but also to make an exhaustive study of the development of the larva in its finer details. Thus far no thoro investigation has been made along this line, tho there are a few papers dealing with the histogenesis of different organs in the adult tapeworm, and some histogenetic details have appeared incidentally in various articles concerned primarily with other lines of investigation, viz.: BUGGE (1902), LUNGWITZ (1895) and SCHMIDT (1888). From my study of a considerable number of larvae in all stages of development I hope to throw some light on this hitherto neglected subject.

It may as well be stated at the outset that, wherever there has been occasion in what follows to dispute the statements of other authors, this is always done with the reservation that such objections apply only to *Cysticercus pisiformis*, unless the contrary is expressly stated. While it is very probable that the tissues of this bladder worm agree closely with those of other *Cysticerci* and *Taeniae* still no such comprehensive statement can be made.

2. Materials and Methods.

Cysticercus pisiformis occurs in great numbers in the cottontail rabbit (*Lepus mearnsi*) in the vicinity of Lincoln. Of 50 rabbits examined, 34 were infected. In 21 infected rabbits the total number of larvae present was 227, making an average of 10.8 larvae to each rabbit.¹⁾ The older larvae occur almost exclusively in the body cavity and chiefly along the rectum, just dorsal to the symphysis pubis, occasionally free, but mainly enclosed in connective tissue cysts, which usually contain only a single larva, but occasionally two or even three, while SCHAAF (1905) states that he has found 18 larvae of *Cysticercus pisiformis* in one cyst.

In addition to those larvae obtained from market rabbits, all of which were in well advanced stages of development, a large number of larvae in the earlier stages of development were obtained by means of feeding experiments. In each of these the proglottids of *Taenia serrata* were used.

1) It is possible that in some of these rabbits there were very small larvae present and uncounted in some of the organs. There was no evidence of this, however.

In the first two full grown rabbits were used with entirely unsatisfactory results. One of these rabbits contained no traces of immediate infection with *Cysticercus pisiformis*. The other rabbit contained 11 well grown *Cysticercus pisiformis*, but since the liver was healthy at the time of dissection it is highly probable that these larvae were not the result of the experimental feeding.

A second experiment performed on an adult cottontail rabbit was equally unsuccessful. But experiments performed on young Belgian hares (*Lepus cuniculus*) and on a young *Lepus pinetis* were in most cases productive of excellent results.

These results however differed widely in different experiments, conducted under the same conditions and with rabbits of the same age and species. The reason for this must be supposed to lie in the individuality of different rabbits. The failure of the first two experiments may be attributed to the fact that they were performed on full-grown rabbits, which are probably less open to infection than young rabbits. VOGEL (1888) believed that a previous infection with *C. fasciolaris* rendered mice to a certain extent immune to successive infection. In my own experiments, however, such an hypothesis is open to grave doubt since I have found hundreds of larvae of different ages in a single specimen. HOFMANN (1901) and BARTELS (1902) both found difficulty in infecting adult mice with *C. fasciolaris*, but HOFMANN showed that the age was a factor of decided importance, young mice being more easily infected than old. My experiments support this view, but they further tend to show that, as just stated, the difference in constitution of different individuals is also an important factor.¹⁾

A careful study was made by means of sections of the following organs and tissues of two of the infected rabbits: ovary, Fallopian tube, brain, spinal cord, sub-cutaneous connective tissue, voluntary muscles, heart, thymus, lungs, large artery, portal vein, inferior vena cava, pancreas, great omentum, liver, spleen, kidney, testis, gall bladder, urinary bladder, stomach, small and large intestine; and the following were found infected: liver, omentum, lungs, lymph glands in the mesentery and pancreas. In the latter organ no larvae

1) It is possible also that the age of the proglottids employed, and the period intervening between the time at which they were voided by the dog and that at which they were fed to the rabbit, may have had an effect upon the results.

were found, but a few tracks were present similar to those made by the larvae in the liver.

A large number of methods of fixation and staining were tried, but only a few found to give satisfactory results. By far the best fixative employed was FLEMMING's strong chrom-aceto-osmic mixture. The larvae were fixed in this for a period of two to three hours, washed in running water for an hour and carried up thru the alcohols as usual. The next best fixative employed was a concentrated solution of corrosive sublimate in 70 per cent alcohol with an addition of one per cent glacial acetic acid. Use of this fixative for an hour, with subsequent washing out in 70 per cent alcohol to which was added a few drops of iodine solution, gave good results. HEIDENHAIN's iron alum haematoxylin, sometimes employed with no counter-stain, but more often counter-stained with eosin, Bordeaux red, or saturated aqueous solution of wasserblau and picric acid is the stain which gave the best results. VOM RATH's solution followed by pyroligneous acid, as recommended by TOWER (1896) was thoroughly tried and some good preparations of nerves and parenchyma obtained by it, but in general the results from this method are not as satisfactory as those from HEIDENHAIN's haematoxylin. APATHY's foregilding with gold chloride, GOLGI's rapid method and the methylen-blue method were all tried. The first method proved an utter failure, the second gave some good impregnations of the excretory ducts, while with the last some good stains of "myoblasts" and their connected muscle fibres were obtained. None of them, however, gave a satisfactory preparation of the nervous system or sense cells.

3. Histogenesis.

a) Earlier Stages of Development.

The larvae occur in the liver usually in groups of three or four enclosed in fibrous cysts composed of modified liver tissue. Tho many small larvae have been examined, some of which did not exceed $40\ \mu$ in diameter, none have yet been found on which the embryonal hooks were present. The larvae are at first usually collected in groups of a few to every cyst. As they leave the cysts to wander out of the liver, they are found singly. In the earliest stages observed in the liver they consist of a simple mass of loose

parenchyma and are without a cuticula, at least the existence thereof is not demonstrable at this time. They are more or less elongated sacs containing a cavity the enlargement of which keeps pace with their growth.

These consist of a syncytium of loose parenchyma strands with a few scattered nuclei. Such a larva is illustrated in Fig. 14. The larva has been cut tangentially at one end, while the plane of section is median at the other; thus at one end the wall of the larva is seen in surface view, and in section at the other. The interior of the sac contains a cavity traversed in all directions by slender, very irregular, anastomosing strands of parenchyma, forming a network in which are supported the few nuclei. These strands are of a looser texture than in the fully developed larva and carry scattered masses of protoplasm which vary considerably in size giving the strands a coarsely granular appearance. The strands themselves, independently of the adherent protoplasmic masses, vary in size and are composed of the finest fibrillae visible under a magnification of 2850 diameters. Here and there may be seen darkly stained granules scattered thru the protoplasm which are developing chromatin granules. A discussion of the origin of the chromatin is given under Cytogenesis. Whether the fibrillae represent the ultimate units of the parenchyma, and whether they are in protoplasmic continuity thruout cannot be determined. It seems probable, however, that this is so. That the fibrillae are primitive and the protoplasmic masses derived is evidenced by the fact that the bladder is originally composed of fibrillae, the granular protoplasm appearing secondarily.

The structure of the nuclei is essentially the same as that of the cytoplasm, but discussion of them will be reserved for a later part of this paper. It may be noted here, however, that they present considerable variation in staining properties, size and number of chromatin granules.

Thus the cavity of the bladder is broken up into many irregular spaces which communicate freely with one another between the parenchyma strands. At this stage, therefore, excretion must take place by direct osmosis between the cells and the bladder cavity; if, indeed, some of the excreta are not passed outward into the liver. A portion of the cavity is not traversed by parenchyma strands. At no stage of development have I found a distinct mem-

brane bounding the latter, the existence of which has been claimed by some authors and denied by others.

It may be well at this point to define the term "cell" as used in this paper. By "cell" is meant a nucleus with the protoplasm immediately surrounding it; since the tissues are syncytial in character, adjoining cells can never be definitely delimited from one another.

Regarding the development of the bladder cavity, I cannot fully agree with LEUCKART (1879—86: 434) who says, ". . . diese Finne . . . erst etwa in der vierten Woche, wenn der Wurm bereits eine Länge von 4 bis 5 mm besitzt, in einen eigentlichen Blasenwurm sich verwandelt. Bis dahin ist dieselbe völlig parenchymatös, im Innern mit einem grossblasigen Schleimgewebe gefüllt, das kaum irgendwo scharf gegen die Rindenschicht sich absetzt und auch gleich dieser von Muskelfasern in verschiedener Richtung durchzogen wird."

Cysticercus pisiformis is a bladder worm from the earliest stages of its development in the liver of the rabbit up to the time of its metamorphosis in the intestinal tract of the dog. A bladder cavity is present from the first; its appearance is not delayed till the fourth week of development; and LEUCKART'S „grossblasiges Schleimgewebe" is nothing more nor less than this same bladder cavity traversed by a few sparse strands of parenchyma. The extent to which the bladder cavity is traversed by these strands of parenchyma varies in different larvae and in different parts of the same larva; even in the old bladder-worm a few may be found crossing the cavity. Thus the bladder cavity is not separated by a definite membrane from the parenchyma wall, as is claimed by SCHAAF (1905), but is always in communication with the parenchyma spaces of the latter and these on their part communicate with one another.

To return now to the consideration of Fig. 14: the wall is composed of a close interlacing of parenchyma strands running in diverse directions. At this stage, the presence of a cuticula cannot be demonstrated. It seems most likely that a cuticula has not yet been developed. Studied under a 2850 magnification, the bladder wall shows no continuous membrane surrounding it, but a succession of irregular spaces communicating with the bladder cavity on the one hand and the exterior on the other (Fig. 7). A somewhat older larva enclosed in its cyst is shown in Fig. 1. Here the principal points to notice are the enlargement of the bladder cavity relative

to the thickness of the bladder wall, the increase of nuclei in the latter and the grouping of cells at one end of the larva, representing the rudiment of the future head piece. In Fig. 15, a small part of this rudiment is represented on a larger scale and in Fig. 16 a part of the bladder wall of the same larva. The nuclei are closely grouped in a syncytium of parenchyma strands, whose general alignment is perpendicular to the bladder wall. The structure of the parenchyma and its nuclei is essentially the same as in the preceding stage. There is a very rapid nuclear multiplication taking place especially in the head piece rudiment and a great variation in size of nuclei is apparent. The granular protoplasm, noted in the preceding stage as distributed along the strands of the parenchyma network, is increasing in amount and gathering itself into small irregular masses at scattered intervals (*mcy*, Figs. 15, 16). The formation of a cuticula is not yet apparent altho the fibres of the outer wall appear to be scaling off, which process continues to occur during cuticular development as will be noted later. The outer wall of the larva is differentiated from the underlying parenchyma by the arrangement of its fibres in two sheets which pass at right angles to each other, the rudiments of the sub-cuticular muscle layers (*om* and *im*, Fig. 15). While the anterior end of the larva assumes the histological structure of the adult tapeworm, the bladder wall retains its embryonic character, with increasingly less differentiation toward the posterior, and this is true even in old larvae.

It will aid the reader to appreciate the development of the tissues if he bear in mind thruout the words of MONIEZ (1881: 212): "Nous pouvons nous expliquer maintenant l'origine et la structure des appareils plongés au sein de ce tissu homogène. Nous croyons qu'ils naissent tous aux dépens des cellules (du tissu conjonctif) dont nous venons de parler."

b) Parenchyma and Chalk Bodies.

The development of the parenchyma beyond the earlier stages presents nothing of striking interest. The fibres become more dense and assume sharper outlines by loss of the granular protoplasm adherent to them in the earlier stages, which is gradually consumed in the manufacture of new tissues. Thus is established a firm, elastic, supporting framework for the body, which interweaves itself among the other tissues in the most intimate manner and forms, as will be seen later, the groundwork of the cuticula itself.

Regarding the question at issue as to the existence of a between- or ground-substance in the parenchyma, I take the side of those who deny it. In both embryonic and adult condition the branching processes of the parenchyma cells may be followed continuously into the finest fibrillae. Any differentiation of cells and ground substance is an untenable view.

Basement Membrane. During the development of the cuticula, this remains as a narrow zone of undifferentiated parenchyma strands between the outer ring muscles and the base of the cuticula. In many places it appears to be absent, the muscles abutting directly against the base of the cuticula. It is probable, however, that there are always a few very fine fibrillae separating the two. It is but feebly developed in the young proglottids of the adult worm, gaining its full development only in the mature proglottids. There is thus a separation established here between the outer ring muscles and the cuticula.

Chalk Bodies. Four different views have been expressed as to the origin of the chalk bodies. By most writers RINDFLEISCH (1865), SOMMER & LANDOIS (1872), SALENSKY (1874), SCHIEFFERDECKER (1874), MONIEZ (1881) and others, they have been considered parenchyma cells metamorphosed by the deposition of calcium carbonate and other salts in the cytoplasm around the nucleus. SALENSKY (1874), however, thinks that they may occasionally burst the enclosing cell wall and thus come to lie in an inter-cellular space in the parenchyma. A similar tho somewhat modified view is that of BLOCHMANN (1896) and SCHNEIDER (1902), who conceived a similar relation to exist in these bodies as exists in fat cells, the calcareous concretion being deposited in the cell, but the nucleus being forced to the periphery and there forming a slight protrusion beyond the outline of the concretion itself (see BLOCHMANN's tab. 1 and tab. 2, fig. 2 and 5); while the third view is that of LEUCKART (1879—86) who, basing his opinion on the work of HARTING (1873) in the experimental formation of similar bodies with calcium carbonate and egg albumen, reached the conclusion that they developed as an inter-cellular deposit. VIRCHOW (1857) considered their formation analogous to that of bone by the deposition of CaCO_3 in a connective tissue stroma. The exact relation between the cell and the calcareous concretion is not made clear by him however.

In my own preparations, owing to the presence of acid in all my fixatives, I have not obtained the chalk bodies in normal condition at any stage. The places formerly occupied by them appear as oval spaces varying from those which are greatly flattened to those which are round or nearly so and usually — perhaps always, but this cannot be determined with certainty — containing a remnant of the concretion.¹⁾ These spaces vary considerably in size and form due partly to the stage of development of the concretion and partly to the state of contraction of the worm when killed. They appear during the early development of the head piece and soon become very numerous in the neck region of the larva, while in the bladder wall they are scarce or wanting.

In places where the tissue is compact and the concretions numerous, it is difficult to find any relation between the latter and the nuclei of the parenchyma; the existence of a definite nucleus to each concretion is impossible to determine. But where the parenchyma is loose and the concretions few, it is frequently possible to find a nucleus in relation with each concretion cavity. As is clearly shown by BLOCHMANN (1896, fig. 5, tab. 2), the cell body is in no way in connection with the concretion remnant, but surrounds the latter like a sac. My own observations, however, have shown that, as is suggested by BLOCHMANN's fig. 2, tab. 2, the cell of the chalk body is nothing more nor less than an ordinary parenchyma cell belonging to the parenchyma network immediately surrounding the space occupied by the concretion. This is confirmed by some sections of *Taenia serrata*, in which the concretions were comparatively little injured by the fixative, where the same relation has been found (see Fig. 3). I therefore incline strongly to the view of LEUCKART (1879—86), that the chalk body is formed as an intercellular deposit, having no direct connection with any cell. As further evidence in support of this view, the reader is referred to Fig. 2 in which is shown a chalk body with two parenchyma cells in close apposition therewith. Now, if the concretion has been deposited within one of these, what is there to show to which one it belongs?

1) The precise nature of this remnant is not known. GRIESBACH (1883) assumed it to be of an organic nature, perhaps a double salt of calcium carbonate and albuminate.

c) Cuticula and Hooks.

The formation of the cuticula occurs simultaneously over the entire bladder before the invagination of the head cavity commences. In accordance with the development of the larva, the cuticula is soon found in a more advanced stage in the head and neck, while in the bladder it occurs in an embryonic state. In a larva in which the invagination of the scolex cavity has just commenced, the cuticula is already well differentiated as a layer of nearly uniform thickness and structure over the entire surface of the worm, except in the head cavity where it is thicker and of a much looser structure. Beneath the cuticula lie the transverse and longitudinal fibres of the sub-cuticular muscles, as well as parenchyma fibres passing outward perpendicular to the surface. The latter are the rudiments of the outer processes of the future sub-cuticular cells and the parenchyma fibres lying between them. Careful observation with high magnification shows that these fibres extend into and form the groundwork of the cuticula, in which they divide into fibrillae which run in diverse directions, as described by SCHNEIDER (1902). Between these fibrillae is a homogeneous, translucent cement substance laid down by them. From the visible continuity evident at this early stage between the processes of the future sub-cuticular cells and the groundwork of the cuticula, a ready explanation is found for this connection as it exists in the adult. Soon after the first appearance of the cuticula, it begins to scale off on the surface and is continually renewed at its base. There are no marked periods of ecdysis, but rather a continual shedding of the cuticula, which may be seen partly filling the head cavity at about the time the hooks begin to appear.¹⁾

The pieces of shed cuticula present a granular and vacuolated appearance and this appearance is often visible in the cuticula when still attached to the larva. The second stage in the development of the cuticula is marked by the differentiation of an outer and an inner layer. The relative thickness of these two layers varies at first, but in later stages the outer becomes much thinner and may even be entirely lost. The inner layer alone contains the cement substance of the cuticula. The fibrillae which make up the groundwork of the inner layer are continuous with the fibrillae or "hairs"

1) An active ecdysis is not seen anywhere except in the head cavity.

of the outer layer. Thus it is highly probable that a continuity exists between the fibres of the parenchyma and those of the outer or "hair" layer of the cuticula. This stage is represented in Fig. 17, where the two layers and the continuity of their fibres are clearly shown between the developing hooks. The continuity of the parenchyma fibres with the cuticular groundwork is also shown. A further discussion of the "hair" layer will be taken up in a study of the hooks. The further development of the cuticula consists in the increase in thickness of the inner layer and decrease, or in some places complete loss, of the outer layer. The former assumes a more homogeneous appearance due, not to the loss of its fibrillar nature, since this may be demonstrated in favorable places in the head and neck region of adult larvae, but rather to the more intimate binding together of the fibrillae by the inlaid cement substance. The cuticula in the head and neck region of the larva is markedly thicker than in the same regions of the adult, due probably to the contraction of these parts in the former.

From the preceding study the following conclusions may be drawn: The cuticula of *Cysticercus pisiformis* is developed from a groundwork of simple parenchyma fibrillae by a deposition among them of a cement substance. There are no specialized fibrillae or cellular processes concerned in its development. The fact that in its development the processes of the sub-cuticular cells take part, does not in any way detract from the above statement, since primitively the sub-cuticular cells themselves are undifferentiated parenchyma cells.

A detailed discussion of the various theories relative to the origin and homology of the cuticula will not be undertaken in this paper. Hitherto, the actual development of the cuticula seems to have escaped observation. The views regarding its structure are as varied as those regarding its origin. Two to four layers have been assigned to it by various authors, some of whom have included the basement membrane in the cuticula. By most authors it has been described as perforated by numerous fine pores, the pore canals, which have been supposed to contain processes from the sub-cuticular cells. By others, the existence of these pores has been denied. Some authors have seen the sub-cuticular cell processes terminating in the basal portion of the cuticula, which they have described as a differentiated layer for this reason. A number of interesting

structures different from those mentioned elsewhere have been described by PINTNER (1903) in the Tetrarhynchidae but a discussion of these lies outside the scope of the present work. ZSCHOKKE (1888) in his studies of several species of the Taeniadae and Tetrabothridae has described the cuticula as varying in different species in the same family.

I wish to consider briefly the description of the cuticula given recently by MINCKERT (1905) in the larvae of *Ligula intestinalis*, *Schistocephalus nodosus* and the adult *Moniezia expansa* and *Triaenophorus nodulosus*. This author in the figure accompanying his article depicts the cuticula as consisting of three layers, an outer or "Comidienschicht", a middle or "homogene Schicht" and a basal layer of "direkt über den Insertionsstellen der Epithelzellfortsätze stehenden Grundstreifen". The outer layer is figured as equaling in thickness the middle, while the third layer is very thin. He says (p. 405) that "Ein besonderer Zusammenhang der Comidien mit den Epithelzellen . . . existiert nicht". In the "homogene Schicht" he describes two kinds of canals, "Trophoporen", which at base divide to form several "Trophoporellen", and "Neuroporen" connecting basally with "Neurophysen", which are synonymous with the endings of the sense cells of other authors. The former he considers synonymous with the pore canals of former writers.

In my own preparations I have frequently encountered cavities of varying shape and size in the cuticula¹), but the fact that they have no regular arrangement whatsoever, and that in favorable places in the cuticula of adult *Cysticercus pisiformis* I find, the same as in younger stages, a continuous network of fibrillae, inclines me strongly to the belief that these are merely artifacts and that in this larva at least there are normally no openings in the cuticula whatever. The erratic nature of the GOLGI stain should make us wary of accepting results obtained by its use, until the same have been verified by many observers.

While I am unable to demonstrate an indisputable connection between the elements of the "hair" layer and the sub-cuticular cell processes, the developmental history of the cuticula as described above makes such a connection highly probable. In many preparations there is a more deeply stained layer at the base of the cuticula. I find, however, that this layer varies in thickness in

1) Especially is this true of the cuticula of the adult worm.

different preparations and in different parts of the same preparation, undoubtedly traceable to local differences in density. In view of this fact and of the continuous network of fibres traversing the developing cuticula, I hesitate to separate the inner layer into two, the basal of which shall represent a region in which the processes of the sub-cuticular cells terminate.

The Hooks. Regarding the development of these structures, but little can be added to the account given by LEUCKART (1856: 137). Especial attention should be paid, however, to the fact that the hooks are developed "als lokale Entwicklungen derselben (Epidermoidalauskleidung des Hohlraumes)". In the developing hooks represented in Fig. 17, the continuity of the cuticular fibrillae with the base of the hooks shows very clearly that the latter are formed by a binding together of the former with an inlaid cement substance similar to the development of the cuticula itself. I agree with the majority of previous authors in regarding the hooks as cuticular structures. They are not, however, directly cellular products, but rather are derived from parenchyma fibrillae. I cannot in any sense agree with the view of BRAUN (1894—1900: 1238) that "diese Bildungen müssen von den über die Cuticula hervortreten sollenden Protoplasmafäden (wenn solche überhaupt existieren) wohl unterschieden werden".

A considerable part of the outer layer of the cuticula of the head cavity at an early stage presents small filiform or conical deeply stained processes varying greatly in size. A few of these processes magnified 1000 times are shown at *h'*, Fig. 17. This figure shows their great variations in size. It also shows that, like the hooks, they are composed of bundles of fibrillae. In fact, these processes are primitive hooks, which are cast off from time to time during the growth of the cuticula.

I am unable to corroborate the statements of LEUCKART (1856) regarding the origin of the base of the hooks as a separate development. I have examined the developing hooks in eleven larvae and in only two of these have I seen anything to suggest a separate origin of the body and base of the hooks (see Fig. 9). In the majority of cases the base develops directly in continuity with the body of the hook. LEUCKART gives no figures which support his statements and consequently I am at a loss to compare his statements with my own.

d) Musculature.

Excepting the parenchyma, the earliest of the tissues to be differentiated is the musculature. At so early a stage of development as that represented in Fig. 1, there is seen in the wall of the larva two indefinite layers of fibres, one running longitudinally and the other transversely. They are imbedded in a network of fibres which run in all directions and are only to be distinguished from the latter by the definitive direction in which they run. These layers are the rudiments of the future sub-cuticular muscles. In the close network of parenchyma fibres making up the wall of the larva, and of which network they are as yet a part, it is impossible to trace a connection between these embryonic muscle fibres and the cells with which they are connected. Nor is it possible at this stage to differentiate these cells — the so-called “myoblasts”¹⁾ — from any other of the parenchyma cells. In fact, as I hope to show later, the muscles in the genetic condition pertain no more to one cell or one group of cells than to another. They merely form a part of the general parenchyma syncytium. In a somewhat later stage than is illustrated in Fig. 1 the bladder wall is more distended and the cells consequently more widely separated. Here it is possible to pick out single neuro-muscular cells and trace their connection, on the one hand with the developing muscle, and on the other with the parenchyma. Such a cell is illustrated in Fig. 43, where one of its peripheral processes may be seen in direct continuity with a muscle, *m*. Centrally the cell body is very plainly in direct continuity with the parenchyma. The cytoplasm in this cell is finely fibrillar, the fibrillae running in various directions, but being oriented in a general way parallel to the long axis of the cell. These fibrillae extend into the cell processes where they are gathered together more densely and form, so far as I have been able to resolve them with a magnification of 2850 diameters, the ultimate units of the muscles. The nucleus presents a fibrillar structure more dense than that of the cytoplasm. It contains one, deeply stained, homogeneous, round mass of chromatin²⁾ and a few

1) The term “myoblast” is an unfortunate one implying as it does that these cells are the progenitors of the muscle fibres, which is only partially true. It is preferable to call them neuro-muscular cells, for reasons which will be explained hereafter.

2) For reasons to appear later, this structure will not be considered, as has been commonly done hitherto, a “nucleolus”.

smaller granules of the same. This mass is surrounded by a clear area in which may be seen, tho not distinctly, a few fibrillae not shown in the figure. The nucleus is surrounded by a distinct, darkly staining membrane; but, while the cell outline is perfectly sharp, there is no apparent membrane limiting it. In an adult larva, the development of the sub-cuticular „myoblasts“ may be followed thru different stages in passing from the embryonic bladder wall to the adult tissue in the neck region. In the former region where the sub-cuticular muscles are a part of the general parenchyma syncytium, there are found occasional elongated, narrowly spindle-shaped cells with their long axes perpendicular to the surface of the larva. Their peripheral processes are continuous with the sub-cuticular muscles, while their central ones form part of the parenchyma syncytium. They are in direct union, moreover, with the future sub-cuticular cells. Here, as in the previously described neuro-muscular cell, the cytoplasm is finely fibrillated and the only change apparent in the internal structure of the cell during advancing development is in the increased density of the nucleus. In its external relations, the neuro-muscular cell in its progressive development becomes sharply delimited from the surrounding tissues (Fig. 50).¹⁾ The evidence here presented shows, I think, conclusively that the neuro-muscular cells are developed by a modification of pre-existing parenchyma cells in situ. A comparative study of several cells at this stage makes it appear as highly probable, altho positive proof is lacking, that the cytoplasmic network is in continuity with the nuclear network. This point will be taken up later.

The typical neuro-muscular cell is spindle-shaped, with two opposite poles (Fig. 50). Bipolar cells have been observed in which one of the polar processes branched shortly after leaving the cell, making the latter practically multipolar, but a cell in which several muscle processes were distinct from their connection with the cell itself has not been observed.^{2) 3)} As gradual development progresses,

1) Whether all connection with parenchyma and sub-cuticular cells is lost or not cannot be said with certainty. It seems possible at least that some of these cells may innervate the sub-cuticular cells, but this point has not been determined.

2) An exception to this last statement is presented by the neuro-muscular cells in the suckers.

3) In the embryonic condition the neuro-muscular cells have frequently three processes (Fig. 43). Two of these probably fuse for some distance

the neuro-muscular cells usually withdraw themselves to a greater or less extent from the muscles, remaining connected therewith by fibrillae (compare Fig. 43 with Fig. 50), but in some cases they remain close to the muscles (Fig. 59), always, however, connected therewith by fibrillae only. There are usually, probably always, several of these fibrillae forming the neuro-muscular connection, which will be discussed in more detail in the study of the nervous system. The neuro-muscular cells may have a connection with one or more muscles (compare Fig. 50, in which is shown a single muscular connection, with Fig. 45, in which two muscles are seen attached to a single cell).

The muscles are developed by a grouping together and condensation into a compact bundle of pre-existent parenchyma fibres. This method of development was recognized in a very general way by LEUCKART (1856) and PINTNER (1880). In Fig. 44, such a method of development is clearly shown. For the greater length of this muscle its component fibrillae are so closely grouped together as to prevent its resolution into its component parts, but at either end it is plainly evident that the muscle is composed of fibres gathered together from the parenchyma and these in their turn may be resolved into still finer fibrillae.¹⁾ Only a single cell is found here sending its fibrillae into the muscle, but it is not uncommon to find more than one connected with a developing muscle.

Since the muscles anastomose freely with each other, forming in fact a muscular network it may be well to define at this point the term "muscle" as it is used in this discussion. By "muscle" is meant a group of muscular fibrillae bound together so closely in a single strand as to render themselves incapable of resolution under a high magnification. Forming, as they do, a network from the first, one cannot properly speak of the points of termination of any individual muscle.

If now, the embryonic muscles are composed simply of undifferentiated parenchyma fibrillae gathered together in bundles, how is the transformation from this elementary condition to that of the

from the cell body, as the latter becomes separated from the muscles (Fig. 45).

1) The longitudinal striation of the adult muscle indicates that its component fibrillae retain their individuality thruout its course.

finally differentiated muscle effected? Is it simply a condensation of the originally loose parenchyma fibres into a compact bundle; or is there a definite physiological differentiation of muscular material from the undifferentiated parenchyma? I have no conclusive evidence to offer on this point. The only evident difference between the embryonic and adult muscle is one of staining reaction; the latter, owing perhaps to greater density, shows a strong affinity for haematoxylin, and remains stained black when embryonic muscles in other parts of the same section have lost the haematoxylin stain almost entirely. But this difference may be accounted for solely on the ground of a difference in density between embryonic and adult muscles, for, if we examine a carefully stained section of a worm partially contracted at the time of killing, it is seen that where the muscles are contracted and consequently more dense, they have stained entirely black; while, where they are expanded and consequently less dense, they are stained very lightly. On the other hand, it is difficult to conceive of a musculature as well developed as it is in *Taenia* without an accompanying physiological differentiation.

According to the accounts of the many authors who have studied the musculature in a large number of Cestodes, very considerable variations exist. A detailed account of these, however, will not be undertaken, only the principal differences which have been described being noted. These are: a) the presence or absence of a nucleus, b) the existence of a homogeneous, or a cross or longitudinally striped, protoplasm, c) the possession of a sarcolemma, d) the differentiation of an outer cortex and inner medulla, and e) the branched or simple nature of the muscles.

The difference of opinion as to the presence or absence of a nucleus may be explained very readily by the fact that in some cases the neuro-muscular cells are far removed from the muscles themselves, and it is difficult without special methods to demonstrate any connection between them, as, for instance, is the case with the sub-cuticular muscles; while in other cases the cells lie close to the muscles and appear to form a part of their substance. The cross striation of the muscles may be dismissed from our discussion, as it has been described only for the Tetrarhynchidae by PINTNER (1881) and SANDERS (1870). A longitudinal striation in the muscles of *Taenia* is not readily demonstrable in most cases, but can be readily shown with high magnification in places where the muscle is flattened

and extended. A sarcolemma, such as PINTNER (1881) and VAULLEGARD (1895) have described in the Tetrarhynchidae and KRAEMER (1892) in *Taenia filicollis* and *torulosa*, may be explained as a sheath of parenchyma fibres which follow the muscles and surround them more or less intimately. The differentiation of the muscles into cortex and medulla has been described by various authors; notably LEUCKART (1879—86); NITSCHKE (1873) in *Ligula* and *Taenia undulata*, SALENSKY (1874) in *Amphilina*, SCHIEFFERDECKER (1874) in *Taenia solium* and *cucumerina*, and ZERNECKE (1895) in *Ligula*. Evidently basing his text on the work of these authors, SCHNEIDER (1902) describes this as the typical muscle structure in Cestodes. The branching character of the muscles was described by SALENSKY (1874) for the transverse and longitudinal muscles of *Amphilina*, yet BRAUN (1894—1900, p. 1351) says "... nur von den Dorsoventralfasern ... ist es bekannt, daß die Enden sich verästeln ...". Lately, RÖSSLER (1902) has described the branching character of the transverse muscles in the bladder wall of *Cysticercus*.

The present study of *Cysticercus pisiformis* and *Taenia serrata*¹⁾ leads to the following conception of the structure of its musculature: The muscles consist of bundles of very fine fibrillae in intimate contact with each other, which have been derived originally from the parenchyma. These muscles frequently branch into larger or smaller bundles of fibrillae. Anastomoses are common. In connection with the muscles are neuro-muscular cells, their fibrillae probably in direct protoplasmic continuity with those of the muscles themselves. No differentiation into cortex and medulla occurs, tho occasionally the muscle fibrillae may be so arranged as to form a hollow core at the center of the muscle, which, however is apparently empty.²⁾ The shape of the muscles varies depending on their state of contraction. Sometimes they present parallel walls, at other times they are spindle-shaped. Frequently alternating zones of thicker and thinner parts occur.

1) From the occasional observations made on *Dipylidium caninum*, the structure of its muscles is apparently the same as that of the above named forms.

2) This may be an abnormality due to shrinkage.

e) Excretory System.

The rudiments of the excretory system first appear at about the time of the appearance of the scolex rudiment. The flame cells are a little in advance of the ducts in point of time of development. The development of this system will be considered under three heads: a) flame cells; b) capillaries; and c) excretory ducts.

The flame cells originate in parenchyma cells, which, previous to their transformation, are not distinguishable in any way from the other cells of the parenchyma and which remain permanently in continuity with the latter. The first evidence of their transformation is the appearance of a single small, narrow, conical, darkly staining body in the cytoplasm (Figs. 29 and 32), or of two bodies one of which is cone-, the other lens-shaped, as in Figs. 21 and 37. Considerable variation exists in the relation of these bodies or body to the nucleus of the cell. When there is but one of them, it may be partly included in the nucleus (Figs. 23, 32), or it may be simply in close apposition with the latter, but not demonstrably in union with it, as in Figs. 29 and 30. When two such bodies are found they may both lie entirely outside the nucleus (Figs. 21, 37), or one of them may be represented by a large chromatin granule lying within the nucleus while the other lies outside (Fig. 28). What is the probable significance of the fact that in some cases one finds two bodies in the developing flame cell, while in others there is but one? The former case may be interpreted as presenting a separation between basal plate and ciliate process as is seen in an adult cell in Fig. 24, while in the latter case they are at least in intimate contact, if not in protoplasmic continuity with each other. The latter is the condition met with typically in adult cells (Fig. 20). In the case of those developing cells whose basal plate and ciliate process are separate, it is possible that a later fusion, or at least apposition, of the two occurs. They may, however, remain separate in the adult condition. Such a separation of basal plate and ciliate process has been described by PINTNER (1896). What is the source from which these, the basal plate and ciliate process are derived? The evidence at hand indicates very strongly that it is the chromatin. In Fig. 28 is found a large chromatin mass situated in the nucleus close to the base of the ciliate process and strongly suggestive in its appearance and position of the basal

plate. In Figs. 18, 31, 33, 34, 40, is seen very strong presumptive evidence in support of this view. Let the reader consider for a moment Fig. 32. One finds here a parenchyma cell containing five chromatin granules, from the largest of which there extends out thru the nuclear membrane a deeply stained process which I interpret as the rudiment of the ciliate process of a flame cell. Again in Fig. 31, the apparent direct continuity between ciliate process and chromatin granule in the nucleus, is certainly very suggestive.

In Fig. 30 may be seen the ciliate process well formed and in intimate contact if not organic union with the nucleus. Lying just within the nucleus and close against the base of the ciliate process are two small chromatin granules, while near them is a third similar in shape and size. It may very easily be conceived that the process has had a common origin with these granules, which will ultimately increase in size and, fusing, form the basal plate.

In this connection the description and drawing of a developing flame cell in *Amphitina* given by PINTNER (1903, p. 50) is of interest. He says, referring to his fig. 35a, tab. 4, "An der Delle zeigte der Kern eine dichte schwarz gefärbte Chromatinlage und über derselben einen Bogen schwarzer Kügelchen". The possibility of the origin of basal plate and ciliate process from this "Chromatinlage" and "Bogen schwarzer Kügelchen" is here strongly suggested. But do not such cells as are represented in Figs. 21 and 37 militate against such an hypothesis? Not at all. For the structure presented by such cells may readily be explained in either one of two ways. Firstly, the basal plate and ciliate process may be supposed to have originated in the nucleus and migrated out from it. Or again they may have developed in the cytoplasm simultaneously with, or even prior to, the development of the nucleus.

In Fig. 33 I find evidence in favor of the second view stated above, for here are seen what I interpret as two successively younger stages in chromatin development. First, the basal plate and ciliate process well developed lying just on the edge of the large formative mass of cytoplasm¹); and second, two developing nuclei lying in this mass, the first, *x*, a crescentic-shaped nucleus with a fairly distinct membrane and containing a few granules of chromatin barely discernible with a magnification of 2850 diameters, and the

1) See under Cytogenesis a discussion of these "formative masses of cytoplasm".

second a nucleus, whose nuclear membrane is barely outlined and which contains two or three exceedingly minute granules of chromatin. I have observed similar instances in which basal plate and ciliate process were well formed while the nucleus was still in a very early stage of development. Figs. 18 and 19 afford additional grounds for this view, for here one finds basal plate and ciliate process developed apart from any nucleus.

This belief is strengthened by a study of two figures in an article by BUGGE, to which reference will be made later, namely figs. 20 and 24. In the first of these, one sees three developing flames with the basal plate and ciliate process apparently differentiated out of the cytoplasm of the common cell mass. Nuclei are indicated above these, but so indefinitely that, from the figure, it is impossible to say whether the cells are nucleated as yet or not. This figure strongly suggests the probability that the basal plates and ciliate processes have arisen as chromatin differentiations of the unmodified, potentially nuclear cell mass, independently of any pre-existent nucleus. And in fig. 24 is suggested the origin of basal plate as a chromatic differentiation of the cytoplasm simultaneously with the differentiation of the nuclear chromatin. In my Figs. 25 and 27 one sees the intimate contact, if not actual union of nucleus and basal plate in some flames. The fact, however, that the nucleus is usually separate from the basal plate, and often by a considerable distance (Fig. 24) renders the latter condition improbable. The flame cells usually develop in groups of two to four, but it is highly probable that at least in the early stages of the larva they occasionally develop singly. On this point I cannot offer any positive evidence however. A group of four developing flame cells is shown in Fig. 40.

The capillaries are developed intra-cellularly within pre-existent parenchyma strands, the funnels being always developed from the cytoplasm of the flame cell itself.¹⁾ This intra-cellular development of the capillaries is shown in Fig. 38. Here one sees a part of a well developed capillary, *c*, with its cell, *cc*, opening into the developing excretory duct at *oc*. Another capillary, *c'*, is shown developing here in connection with the capillary cell, *cc'*, and the flame

1) The intra-cellular character of the capillaries is evident in that part which is proximal to the flame cell. Distally it is impossible to say whether their lumen is intra- or inter-cellular.

cell, *f*. The incompletely developed capillary, *c'* is very evidently being formed in the parenchyma strand which is a process of the cells *cc'* and *f*.¹⁾ Fig. 40 shows the same mode of development. Here one finds a group of four developing flame cells, *mf* with their funnels in connection with the excretory duct, *le* thru the medium of the protoplasmic strand, *c* which, with its cell, *cc* forms the rudiment of the future capillary. The development of the funnel from the flame cell is evidenced by the origin of the ciliate process within the cell (Figs. 21, 28 etc.). That part of the cell surrounding the ciliate process is unquestionably destined to form the funnel.

The development of the flame cell precedes that of the capillaries. The latter may develop in connection with a capillary cell (the so-called "fourth cell" of BUGGE), as in the above-mentioned figures, or it may develop from the processes of the flames directly, without any connection with a capillary cell (see Fig. 42). While the capillary is fundamentally nothing more than an ordinary parenchyma strand in which a lumen is formed, and its cell a modified parenchyma cell, still it is evident from the great ability of the capillaries to bud and anastomose and thereby assume such an irregularly twisted and devious course as they do thru the parenchyma (Figs. 38 and 42), that the capillaries with their cells are specialized structures and not merely chance passages in the parenchyma. This statement, while apparently contradictory to the one above, in which I claim this simple origin for the capillaries, is not actually so. At first the capillaries are simple intra-cellular spaces in the parenchyma, but later they become specially modified structures.

I have never yet discovered more than one cell to a single capillary, but any one who has attempted to trace the course of one of these structures in all its devious windings will realize the practical impossibility of saying a final word on this subject. It is evident, however, that a part of the capillary belongs to the flame cell or cells and therefore it may be said to have a multicellular origin.

Occasionally capillaries are developed without any connection with a flame cell (Fig. 36), but it is probable that such a connection will later be established. In Fig. 38, the connection of the capillary, *c'*, with the cytoplasm about the nucleus of the flame cell, *f*,

1) It is interesting to note in this instance the independence of capillary and funnel.

may be seen. This is of interest in connection with the old mosaic theory of the specific destiny of individual cells, for here we find the capillary developing in quite the wrong place. It has an interesting bearing, moreover, on BLOCHMANN's statement quoted below as to "beliebige Parenchymzellen", which statement leads to the inference that each cell has a definite fate.

During the growth of the capillary, occasional thickenings appear on its walls as are shown at *ct* in Fig. 42. The circular thickening of the funnel is a secondary development on its inner wall. The increase in thickness and density of the capillary wall is brought about during development, probably by a fusion and condensation of the parenchyma fibres composing it.

The formation of the deltoid openings of the capillaries into the excretory ducts may arise either by a splitting of the originally single connection (Fig. 39), or it is probable, tho there is no direct evidence on this point, that the capillary after its development may, by budding, give rise to a secondary opening into the duct. This is suggested at *x*, Fig. 35, where a capillary is seen represented as sending out two buds just at the point of its union with the wall of the duct. In the section from which this figure was drawn, it was impossible to trace the capillary thru the wall of the duct which was composed of a great interlacing of parenchyma strands and capillaries.

Shortly after the appearance of the first flame cells, the beginning of the excretory ducts may be observed. These arise as inter-cellular spaces in the parenchyma, which later become enlarged by the growing apart of the parenchyma strands surrounding them. Their walls increase in thickness by the addition of new fibres from surrounding parenchyma as the size of their lumen increases, possibly also by multiplication of those present in their walls from the first. The thickness of the wall, however, varies greatly, depending on the state of distension or contraction of the vessel. The course of the fibres in the ducts is either longitudinal, transverse, or diagonal and the same is true of the muscles which appear in their walls in the course of development, and which are not arranged in any definite layers but are scattered irregularly thru the wall. The development of the excretory ducts is illustrated in Fig. 41. Here one sees not only the developing capillary, *c*, with its capillary cell, *cc*, but also two excretory ducts with their anastomosis developing in the parenchyma. The lumina of the ducts are

seen at *1e*. The wall of the capillary at this stage consists of fine parenchyma strands and its lumen cannot be traced far beyond the capillary cell. The observation of so fine a structure as the capillary wall at this stage in its development, even with a magnification of over 2000 diameters, is exceedingly difficult, and it is therefore impossible to say with absolute certainty whether the wall is a continuous structure thruout its whole periphery, or is composed of intersecting parenchyma fibrillae. The latter condition, however, appears the more probable. There is no evidence here to show that the capillary cell is a sister to the flame cell shown. More of this anon, under the discussion of BUGGE's paper.

The walls of the excretory ducts are composed of parenchyma fibres and are continuous with similar parenchyma fibres on every side. The lumina are formed as a result of a separation in the fibres of the aggregated mass.

At first the lumen of the ducts communicates with the surrounding parenchyma spaces, their wall being composed of a network of parenchyma fibres with intervening spaces thru which such communication can exist. This is the condition to be found in the posterior or embryonic end of the bladder thruout larval life and it is by means of such communication that the excreted fluids may reach the bladder cavity. Soon, however, after the development of the ducts their walls deposit a thin cuticula on the inner surface. This cuticula is always exceedingly thin, sometimes, indeed, so much so as to be difficult of demonstration.

The excretory ducts develop from innumerable centers and later fuse to form the excretory plexus of the larva. There is no definite sequence in their development, save that those in the anterior or older end of the larva naturally develop before those in the posterior or younger end.

In BLOCHMANN's *Epithelfrage* (1896, p. 10), is the following statement regarding the flame cells and their development: "Dass diese nicht durch Umwandlung einer Parenchymzelle entstehen, die ihren Ausführgang nach den Hauptstämmen hin sendet, sondern dass sie von diesen aus in das Parenchym einwachsen, lässt sich. . . in der Wachstumsregion der Cestoden leicht erkennen. . . Dass die Wimperflammen etwas Besonderes sind, dass nicht eine beliebige Parenchymzelle sich in eine Wimperflamme umwandeln kann, lässt sich auch schon daraus erschliessen, dass sie sich durch Theilung vermehren und dass sie nicht an Ort und Stelle entstehen, sondern

an ihren definitiven Platz hinwachsen." This theory of BLOCHMANN'S has been supported by PINTNER (1896, p. 8). However, he has adduced no developmental facts in support of this hypothesis; his argument being, on the contrary, a purely theoretical one. Recently BUGGE has endeavored to present evidence in support of this Blochmannian hypothesis. This author has studied and figured many developing flame cells in *Taenia crassicollis*, *Moniezia expansa*, *Ligula simplicissima*, *Cysticercus fasciolaris*, *tenuicollis* and *Coenurus cerebralis*. Thus he has studied their development both in larval and adult Cestodes. A brief summary of his observations on the development of the flame cells in Cestodes follows. The walls of the excretory ducts are lined by epithelial or wall cells. One of these cells moves into the parenchyma away from the wall of the duct, maintaining, however, its connection with the wall thru a gradually lengthening protoplasmic strand (Figs. 1 and 2). Two¹⁾ or four "nucleoli" now appear in the nucleus²⁾ (Figs. 10, 11 and 13). Meantime, the cell is increasing in size and the nucleus has divided into four parts (Fig. 14), while simultaneously the cell is moving further from the duct and its connection therewith is becoming thinner and longer. The lower of the daughter nuclei now separates from the three upper and with the protoplasm surrounding it remains behind, that is, nearer the duct than the other three nuclei. These latter with their surrounding cytoplasm are the "three upper cells" of this author, while the former is his "fourth cell". At the bases of the "three upper cells" there now appear the rudiments of the basal plate and ciliate process (Fig. 17), while from the "fourth cell" are formed not only the funnels of the three flame cells, but also the capillary connecting these with the duct (Figs. 21, 22 and 23).

The essential point in his demonstration is the occurrence of the several developmental stages successively further and further away from the duct. If now, we find the fully developed flame cells close to the duct and the younger stages far removed therefrom, it would seem that the argument for such a migration and transformation of the "wall cells" into flame cells will not stand. And this is precisely what I have found in several cases, in which I have seen evidently young stages with cells not yet separated, lying close to

1) Where only two are shown they presumably divide later to form four.

2) BUGGE'S distinction here between cell body and nucleus is not clear.

the sub-cuticula, or midway between it and the ducts; while in other cases I have found fully developed flame cells close to the ducts. While these may be exceptions to the general rule, certainly in connection with my observations on the developing flames in young *Cysticerci*, they cast grave doubt on this BLOCHMANN-BUGGE-PINTNER theory of the epithelial origin of the flame cell.

But can BUGGE's observations, as to the accuracy of which there seems no opportunity for question, be explained on any other grounds than those upon which he explains them? There is nothing to prevent their interpretation on the basis of a flame cell development from modified parenchyma cells in situ, as it occurs in *Cysticercus pisiformis*. But why should these developing cells be found so numerous around the excretory ducts if they are not derived from the "wall cells" of the latter? In my own preparations the ducts are not usually surrounded by these developing cells, and where groups of them are found near the ducts it is apparently in a region of active cytogenesis, for the cells of the parenchyma are very numerous there also.

In any event, in the earlier stages of *Cysticercus* I am prepared to deny absolutely the epithelial origin of the flame cells, for here I find the flame cells developing prior to the appearance of the ducts, but how could this be possible if they originated from the walls of the latter?

As many as four developing flame cells may occur in a group as shown in Fig. 40.¹⁾

I question the origin ascribed by BUGGE to the "fourth cell" which I prefer to call the "capillary cell". Numerous groups of developing flame cells have been observed without the discovery in any instance of a common origin for the flame cells and the capillary cell. Fig. 39 represents a possible exception to this statement. There is no positive evidence, however, to show whether the capillary cell, *ce*, originated in a common cell with the two flame cells, *f*, or whether it has originated independently. Further, in the group of three developing flame cells represented in Fig. 42 (the lower cell is cut in section, the other cells are seen in side view), there is positive evidence of the absence of any capillary cell. There is a slight thickening of the capillary wall at *ct*, but no evidence of a nucleus anywhere along its course.

1) Four is the largest number observed in one group.

But how can I gainsay the evidence of the common origin of flame and capillary cells in BUGGE's figs. 14—20? In the first place, there is no certainty that figs. 14—16 represent flame cells, but even if they do, as seems probable, what is there contrary to the assumption that they are potentially groups of four flame cells, rather than three flame cells and one capillary cell, the latter not being shown in any of these three figures? Stronger evidence in favor of BUGGE's view is presented by his figs. 17—20. But even here, the fact of the apparently intimate union of the three flame cells (excepting those in fig. 19) and the more or less separate position of the capillary cell renders these figures intelligible on the assumption of a separate origin of flame cells and capillary cells. My observations, lead me to conclude that ordinarily at least the capillary cell is a parenchyma cell of separate origin from the flame cells and that the capillary is formed at first as a passage in parenchyma strands to become modified later into a definite tube with a specially modified wall.

According to BUGGE, the funnels as well as the rest of the capillary are formed from the capillary cell. But if the latter has the same origin as the flame cells and remains in continuity with them thruout its development, what possible right has BUGGE to assume that the funnels and the proximal end of the capillary are developed from the capillary cell and not from the flame cells? As a matter of fact, as already stated the funnel, at least, is developed from the flame cells, while in most cases it is impossible to say just how much of the capillary belongs to the latter and how much to the capillary cell. In the case represented in Fig. 42, it is evident that no part of the capillary has its origin in a capillary cell since here the latter is wanting.

Regarding the development of the capillaries in *Cysticereus pisiformis* and other forms, PINTNER (1896, p. 677) says "... dass die Wände der Capillaren . . . unbedingt als feine plasmatische Ausführungsröhrchen der Trichterzelle selbst zu betrachten, dass sie ein Theil derselben sind". This statement is in direct opposition to those of BUGGE who derives the capillaries entirely from his "fourth cell" or my "capillary cell". As a matter of fact, both flame and capillary cells usually take part in the formation of the capillary.

As in the case of the sub-cuticular cells, so in that of the cells surrounding the lumen of the excretory ducts, a difference of opinion

exists as to whether they should be considered as a part of the parenchyma or as forming a special epithelial layer. For a summary of the different views on this subject, the reader is referred to the paper of BUGGE (1902, p. 179). BUGGE himself in maintaining the latter view says (p. 181) "Ausläufer dieser Epithelzellen der Wand . . . gegen das Parenchym habe ich nicht beobachtet." BUGGE's fig. 3, however, contradicts this assertion. Inasmuch as essentially the same condition, as regards an epithelium or its absence, exists in the excretory ducts as in the sub-cuticula, a further consideration of these views will be postponed until later.

f) The Nervous System.

At the outset of the account of the development of this system, it may be well to separate the types of cells which are to be discussed into two classes: namely, the ganglion cells and the peripheral nerve cells. The former are nerve cells appertaining to what may be called, in accordance with the terminology of COHN (1898), the "central nervous system", regardless of whether they are grouped in ganglia or, as is frequently the case, scattered along the nerve cords; while the latter comprise all the other nerve cells including the "myoblasts" or neuro-muscular cells.

The precise time at which the development of the nervous system begins is difficult to determine. The first trace of it consists of a somewhat elongated mass of closely packed cells in the posterior part of the scolex rudiment during the early development of the hooks and previous to the appearance of the suckers. Shortly after the appearance of the latter, the rudiments of the two lateral cephalic ganglia¹⁾ and the main nerve cords connected with them become apparent. A cephalic ganglion at this stage consists of a mass of closely approximated cells which are rapidly elaborating granular protoplasm in which new nuclei are developing (Fig. 65). The close grouping of these neurogenic cells arises as a result of rapid multiplication and not by any approximation of already existing cells. At least there is no evidence suggesting the latter method, while the former is very evident in many places. This figure shows

1) In the following discussion, the terminology of NIEMIEC (1885) for the different parts of the nervous system of *Taenia serrata* will be employed. For a diagram of the nerves in the scolex see his fig. 3, tab. 18.

a ganglion drawn under low power, while in Fig. 52 are shown three ganglion cells enlarged. The protoplasm is coarsely granular and is indistinguishable from that of the formative cells to be discussed later under Cytogenesis. A fibrillar structure of the protoplasm is suggested, however, in part of the ganglion, but this could not be indicated in the figure. The entire ganglion is traversed by parenchyma fibres, and a few scattered muscles are seen passing thru it. At *x* in Fig. 65 is shown a typical parenchyma cell with an attached nerve cell. These two cells are shown enlarged in Fig. 53. The former consists of a deeply stained nucleus with a few fibres radiating from it. The granular protoplasm at one end of this cell has evidently been deposited by it and a nucleus has developed therein. The protoplasm is seen extending in a long thin process toward the developing ganglion. The question may be raised as to what evidence there is to show that this is a nerve cell. The only evidence is its proximity to the ganglion toward which is extending its cytoplasmic process, and the similarity in its structure to the ganglion cells. But the question may be further asked how one can determine that this mass of cells is a ganglion rudiment. The evidence here is its position, the suggestion of a fibrillar structure in part of the granular protoplasm, and the evident similarity between the cells composing it and those of an unquestionable ganglion in a slightly later stage. But in the cells shown in Fig. 53, how is one to know which is primitive and which derived? I think that the answer to this question will be evident when we come to consider cytogenesis. The nucleus lying in the granular cytoplasm is evidently more recent than that which constitutes the great bulk of the parenchyma cell. Further, the direct attachment of the latter to the parenchyma network and the unattached relation of the former lying as it does loosely among the parenchyma fibres which traverse its cytoplasm, but do not attach themselves to it, gives evidence of the priority of the latter over the former cell. Whether the parenchyma cell will itself become differentiated into a ganglion cell or not, there is no evidence to show.

An idea of the variation in size of the developing ganglion cells, some measurements of which will be given later may be obtained from Fig. 52.

A part of one of the lateral cephalic ganglia in a later stage of development is shown in Figs. 62 and 63. In the latter is seen a group of developing ganglion cells lying between two masses of

granular protoplasm in which the nerve fibres of two of the future nerve tracts of the ganglion are being differentiated. The ganglion is traversed, as in the earlier stages, by parenchyma fibres and a few scattered muscles. Imbedded in it are seen two heavily-stained parenchyma cells, *pc*. The principal points in which this stage shows an advance over the preceding are the greater size of the ganglion cells and the more distinctly fibrous nature of the cytoplasm. The fibres vary considerably in size and the cells show great variation both in size, shape and chromatin content. Most of the developing cells in these ganglia lack distinct polarity since the cells in this stage are simply indefinite masses of formative protoplasm; and the same is true, of many of the cells, in the ganglia of the scolex and immature proglottids of *Taenia serrata*. As Fig. 63 shows, a few of the cells lie in the fibre bundles at the sides of the ganglion, but the majority of them lie between these bundles.

Figs. 62 and 63 show very clearly that the primitive nerve fibres are continuous with the granular protoplasm of the ganglion cells. That they are not, however, developed as outgrowths from pre-existent ganglion cells, but rather as a fusion of individual protoplasmic granules in a mass of protoplasm elaborated by the primitive neurogenic parenchyma cells, is evidenced by the fact that the fibres may be very plainly seen to be developing in this protoplasmic mass. The same method of formation of nerve fibres is evident at different points along the main nerve trunks in *Taenia serrata* (Fig. 64). It probably also occurs in the smaller nerve trunks, but this point has not been investigated. In such a stage as is represented in Figs. 62 and 63, there are as yet no fully developed nerve fibres in the neurogenic protoplasmic mass. The protoplasmic granules may, however, be seen arranging themselves in more or less definite lines. It is by the fusion of these primitive granules that the fibres in the ganglia and main trunks of the scolex are developed. The ganglia in the scolex and neck of *Taenia* contain the same granular protoplasm as the ganglia and nerve trunks of *Cysticercus*. It is also present in the ganglia of the nerve cords even in proglottids in which the reproductive organs are well established. It is, apparently, a strictly embryonic condition, as the nerves in the mature proglottids do not show it. In this connection the account of PINTNER (1880, p. 231) of the difference between the nerves in the scolex and those in the proglottids of *Tetrarhynchus longi-*

collis is significant. He says: "Die obersten zwischen den Haftscheiben gelegenen Teile der Nervenstränge . . . zeigen ein auf Längs- und Querschnitten vollkommen gleiches, äußerst fein granuliertes Aussehen". In distinction to this granular structure in the upper part of the nervous system, PINTNER describes the main nerve cords as possessed of distinct fibrillae, which are coarser in the inner nerve cord and finer in the outer. For further details regarding the structure of these cords, the reader is referred to PINTNER's text and figures.

The method of multiplication of the ganglion cells will be considered under Cytogenesis. But at this point may be considered the question of the origin of these cells. Omitting from the discussion for the present the peripheral nerve cells, the origin of the ganglion cells only will be discussed at this point. Do they arise from metamorphosed parenchyma cells, or *de novo* from protoplasm elaborated either by the general parenchyma network or by certain definite parenchyma cells? Do they arise *in situ* or is there a migration of nerve cells relative to other tissues? Are there any definite centers of development?

I have named here the only possible hypotheses for the origin of the ganglion cells suggested to me by a careful study of many developmental stages of the central nervous system. To any one at all familiar with Cestode histology, it will at once be apparent that direct evidence bearing on these questions is very difficult to secure. This is due chiefly to the similarity in appearance between the nerve and parenchyma cells, and also to the fact that the slight difference between them renders the period of development of the former from the latter comparatively short and hence difficult to follow.

As shown above the origin of the neuro-muscular cells is undoubtedly to be traced to a metamorphosis of parenchyma cells *in situ*. Reasoning then by analogy, one would consider it probable that the ganglion cells whose structure is similar to that of the neuro-muscular cells develop similarly. And I have searched diligently to prove that this method of development does occur, but without being able to demonstrate it absolutely. I have thought to find occasional ganglion cells lying on the surface of a nerve cord, which, while sending a nervous process into the latter, have at the same time shown an unquestionable connection with the parenchyma network; but the difficulty of accurate observation on a point of this character and the consequent uncertainty connected therewith is so

great that, while I consider this origin of ganglion cells a highly probable one, I am nevertheless loth to claim it positively.

Regarding the migration hypothesis, all the evidence at my command points against it. In no instance in the histogenesis of *Cysticercus pisiformis* is there migration of cells or tissues relative to other cells or tissues. The reader may object that the backward growth of the base of the scolex rudiment, forming the tongue of muscular tissue which projects into the bladder cavity, constitutes such an instance. But this I deny, inasmuch as this tongue is formed, not by the migration of pre-existent tissue, but by an accretion to the scolex of newly developed tissue. Arguing against the probability of this hypothesis is the fact that there are nowhere evident single cells or groups of cells apparently unconnected with the surrounding tissues and hence possibly representing migrating bodies. Were, for instance, the lateral cephalic ganglia generative centers for ganglion cells, which later migrated thence to their definitive centers along the cords, we should expect to find a continuous string of such cells in progressive stages of development passing backward in or along the nerve cords to the developing proglottids. And one does find numerous ganglion cells lying along the cords in the neck region of both the larva and the adult. But these cells are so interspersed with parenchyma elements as to render it very improbable that they have migrated into the positions which they occupy. Only occasionally do we find these cells within the cord itself and then their fibres form a part of the fibrous tissue of the cord in such a way as to render in this instance also the theory of a migratory origin very improbable.

The existence of several centers of development is proven by the occurrence of embryonic ganglion cells at many widely separated points along the cord as well as by the discovery in certain larvae that different parts of the nerve trunks develop separately from one another. But it is highly probable that the nerve cells developed at these centers maintain their positions relative to surrounding tissues, their gradual separation from one another being due to the growth of the intervening tissues and not to any active migration on the part of the cells themselves. Moreover these various centers are not sharply delimited from one another.

It has already been shown in the description of the development of the lateral cephalic ganglia, that the second hypothesis is correct

at least in some particular instances (p. 210, 211); and it has been possible, moreover, to demonstrate the same method of development at several other places along the nerve trunks. This method of development has been observed in proglottids of *Taenia serrata* in which the reproductive system was already well established. Therefore, one is justified in maintaining it to be generally true. Such an assumption does not of course exclude the two last hypotheses, but these have already been sufficiently discussed. As will be seen in the discussion of cytogenesis parenchyma cells likewise arise from masses of protoplasm elaborated by the parenchyma network. Hence the question as to the origin of nerve cells from such protoplasmic masses, or from modified parenchyma cells, is of relatively small importance. Whether the elaborated protoplasm is derived from special cells or from the general parenchyma network, one cannot say. Reasoning by analogy from the customary method of cytogenesis in the larva the latter method seems to be probably the more general one. On the other hand, Fig. 53 shows a single cell as the probable source of the developing nerve cell in that particular instance. It seems probable, therefore, that both cells and general parenchyma network are the source of the neurogenic protoplasm.¹⁾ The development of the ganglion cells consists in a fibrillation of their granular cytoplasm as described for the nerve fibres, together with the formation of chromatin granules and their collection into a nucleus. Whether there is a continuity of the nerve fibrillae with the nuclear network cannot be said with certainty. Such apparent continuity has been seen in several cases, but absolute proof thereof is lacking.

"Myoblasts", or Neuro-muscular Cells and Peripheral Nerves.

The development of these cells in situ from pre-existent parenchyma cells has already been discussed. I have observed one very probable instance of the development of a neuro-muscular cell from a granular protoplasmic mass elaborated by the parenchyma network.

I have already acknowledged my inability to settle the question as to the former method of origin for some of the ganglion cells of

1) Since the network is in reality a continuation of the parenchyma cells this question is of minor importance.

the central nervous system, and I must admit the same ignorance regarding the larger branches of the peripheral nervous system. I may repeat that the question is essentially unimportant.

I shall present now my reasons for supplanting the term "myoblast" by "neuro-muscular cell". I have already shown that the muscles are formed by a grouping of primitive parenchyma fibrillae and are not derivable from any definite cells. Therefore the term "myoblast" or "muscle generator" is certainly inapplicable to any given cell. In the adult state the "myoblasts" do not necessarily lie in close apposition to the muscles, their undulating fibres in close contact with the latter.¹) They often are so placed (Fig. 59), but they may, on the other hand, have any position intermediate between such a one and one in which they lie with their long axis perpendicular to the muscle and their cell body considerably removed therefrom (Fig. 50), as in the case of the "myoblasts" of the sub-cuticular muscles.

A direct connection between a nerve cord and a muscle thru the medium of a "myoblast" is difficult of demonstration without special methods of technique. Such a connection, however, has been established in a few cases, one of which is illustrated in Figs. 56 and 58. A direct continuity between the fibrillae of the neuro-muscular cells and the muscles can be demonstrated with certainty only in the embryonic condition, but it is very probable that such a continuity persists in the adult condition as well. The neuro-muscular cell represented in Fig. 59 is very strongly suggestive of the probable continuity of nucleus and neuro-fibrillae.

The neuro-muscular nature of the sub-cuticular "myoblasts" in *Ligula* has been proven by BLOCHMANN (1895) and ZERNECKE (1895) who have shown a connection between these cells and the sub-cuticular muscles on the one hand and the peripheral nerve plexus on the other. I have been unable to locate any such plexus in *Cysticercus pisiformis* and doubt its existence because of the fact that the inner processes of the sub-cuticular neuro-muscular cells may be traced almost thru the bladder wall without any evident nervous connection. I cannot, however, positively deny its existence. A nervous process of other than the sub-cuticular "myoblasts" has been shown by ZERNECKE (1895, figs. 5, 9—15).

Further evidence in favor of the neuro-muscular nature of these

1) See the account given by SCHNEIDER (1902, p. 313).

cells lies in their striking similarity to the ganglion cells of the nerve cords. Both kinds of cells are typically bi-polar, altho exceptions to this rule exist as will be noted later. In each the nucleus is typically deeply-staining and presents apparent continuity with the fibrillar cytoplasm of the cell, which fibrillae are present in both kinds of cells and present the same relations in both. They vary in size to some extent, pursue a tortuous course thru the cell process into its fibre, crossing one another in their course. It is probable that they anastomose but of this I cannot speak with certainty. Some of the neuro-muscular cells present the same appearance as is described and figured by RÖSSLER (figs. 16 and 17). This I attribute to a probable grouping and separation of the fibrillae. I have not observed it in the neurons of the central nervous system. It is very possibly an artifact resultant upon the action of the methylen blue treatment. In this connection it is interesting to note that, in "myoblasts" stained with methylen blue, the nucleus has contracted leaving a narrow clear zone surrounding it. This is most probably an artifact, since it has not been observed in cells stained by any other method than with methylen blue. This appearance has been noted by RÖSSLER and figured by him (fig. 13). Apparently he, however, does not consider this an artifact. The neuro-muscular cells in the suckers are very irregular multipolar cells, closely resembling the parenchyma cells and in many instances indistinguishable with certainty from the latter. They may, however, usually be distinguished by their larger size and less deeply stained nuclei. During development they may usually be readily distinguished from the parenchyma cells as large cells with large round nuclei containing one or more nuclear granules, while the nuclei of the latter are mostly very deeply stained and the cell body is more irregular than that of the "myoblasts". In some places small nerves may be seen in the suckers or passing in from without; but these nerves cannot be traced continuously for any distance.

An apparent lateral connection of a nerve fibre with a "myoblast" such as is shown by RÖSSLER in fig. 21 has also been occasionally seen. The presence of sense cells has not been demonstrated.

A special type of "binding cell", such as has been described by TOWER (1900) in the nervous system of *Moniezia expansa*, ZERNECKE (1895) on the nerve cords of *Ligula*, and others, cannot be demonstrated in *Cysticercus pisiformis*. Parenchyma cells are present along the cords and send their processes into the latter,

serving thus to loosely bind the nerve fibres together, but they appear in every case similar to ordinary parenchyma cells, in which view I agree with COHN (1898).

The ganglion cells of the cords are mainly found on the periphery of the latter, tho' they are occasionally imbedded in them.

Three distinct types of neurons are represented in Figs. 54, 55, 57, 61 and 64. In one type the main cell body is heavily stained and apparently entirely composed of chromatin and therefore is equivalent to a nucleus (x Figs. 55, 57 and 61). It is bi-polar and its processes composed of fibrillae. In the second type (x_1 Fig. 55) the cell is likewise bi-polar, with fibrillar processes, but there is a distinct nucleus with nuclear membrane and contained chromatin granules — the so-called "nucleoli". The nucleus occupies so large a portion of the diameter of the cell that it is difficult to observe any cytoplasm surrounding it in many cases. The third type, shown in Fig. 54 which represents a ganglion cell from the main lateral nerve cord in a partly developed proglottid, and Fig. 64 representing a few cells from one of the lateral cephalic ganglia of *Taenia serrata*, I interpret as an embryonic type of cell. It often lacks definite outline and distinct polarity, is composed of granular cytoplasm and contains a nucleus which is sometimes represented by a few chromatin granules (x_3 Fig. 64) with no definite nuclear membrane, sometimes by a definite membrane enclosing a nuclear network (x_2 Figs. 54 and 64). The third type occurs not only in the cephalic ganglia of the larva, but in these ganglia and the ganglia of the main cords in the immature proglottids of the adult, while the other two types are found at scattered intervals along or occasionally within the cords.

The type of neuron, described by TOWER (1900) as typical in *Moniezia expansa* and figured by NIEMIEC (1885) in the central ganglion of the scolex of *Taenia saginata* (see his fig. 8, tab. 21) and by PINTNER (1880, fig. 11, tab. 3 and fig. 2, tab. 5) on the main nerve trunks of *Tetrarhynchus longicollis*, has not been found in *Cysticercus pisiformis* and can only be demonstrated with extreme doubt in *Taenia serrata*. In one approximately adult proglottid of the latter I have found cells such as represented in Fig. 60 grouped along the periphery of the main lateral nerve cord. This figure should be compared with the figures of TOWER (1900), especially figs. 15 and 20. It will be noted that there are two types of cell represented in my illustration, of one of which only a single cell,

x, is shown. This latter cell I consider as the neuron; the others which correspond, roughly at least, with those shown in the above-mentioned figures of TOWER are probably parenchyma cells. The staining of the slide from which this drawing was made was not such, however, as to permit of any definite conclusions on this point. It is to be further noted that in TOWER's figures no essential difference exists between his "binding cells" and "ganglion cells" (compare his figs. 15 and 16 for example).

The fact has already been mentioned that distinct polarity is lacking in many of the embryonic ganglion cells, but uni-, bi- and multipolar cells occur. The neurons of the cords and their peripheral branches are, as has already been stated, typically bi-polar. Occasionally uni-polar neurons are found, but such cells are probably in reality bi-polar, their single process branching T-shaped within the cord.

COHN (1898) has stated that the "ganglion" cells are all approximately of one size, in which connection he takes occasion to criticize LANG (1881) and others who have described differences in size of the neurons. Actual measurement of these cells is obviously very difficult, since, as COHN points out, the plane in which the cells are viewed alters their apparent form and size very materially; and moreover, since the cells have no definite termination but merge insensibly into their processes, it will depend entirely on the judgment of the individual investigator what length the cell shall receive. This last difficulty is largely obviated if the nucleus be chosen for comparison, but even here the plane of observation is liable to affect the results, and the accurate measurement of such comparatively small objects is not readily accomplished. Further, since former observers have usually chosen the cells for measurement, measurements of the nucleus alone are not satisfactory for purposes of comparison.

No measurements of the peripheral neurons have been made. If the reader will, however, compare Figs. 50, 56, 58 and 59, he can readily satisfy himself that marked differences, not only in position, but also in size and shape, are shown by the neuro-muscular cells. The variations occurring in neurons of the peripheral system, other than the neuro-muscular cells, I have not investigated.

The following are the measurements¹⁾ of 12 neurons from the

1) All measurements following are in micra.

main lateral longitudinal nerves of *Cysticercus pisiformis* (since the nucleus represents approximately the cell body exclusive of its processes, and since it presents fairly definite outlines, I have selected it for purposes of measurement instead of the very indefinite cell): 4.2×2.1 ; 5.8×2.1 ; 5.0×2.5 ; 5.0×3.3 ; 4.2×2.5 ; 4.2×3.3 ; 3.7×2.5 ; 5.0×3.3 ; 4.2×2.1 ; 5.0×2.5 ; 5.0×2.5 ; 3.3×3.3 . In making the above measurements, those cells have been selected whose long diameter lay in the plane of section. The following are measurements of the small diameter of developing neurons from the lateral cephalic ganglia of *Cysticercus pisiformis* (the long diameter was not taken because the cell body was in no way marked off from the nerve processes to which it gave rise): 6.6, 2.1, 4.2, 5.0, 5.0, 6.6, 5.8, 4.2, 5.8, 5.0. The following measurements are of the lateral cephalic ganglion cells in *Taenia serrata* (they are only approximate, for the cell outlines are not clearly defined; the cell body is, however, a little better differentiated from its processes than in the same ganglia in *Cysticercus pisiformis*): 10.4×5.0 ; 4.2×3.3 ; 6.6×5.0 ; 9.2×5.8 ; 7.5×5.0 ; 5.4×3.7 ; 8.3×4.2 ; 8.3×5.0 ; 5.0×3.3 ; 8.3×6.6 .

These measurements show that marked differences of size as well as form exists in the ganglion cells of *Cysticercus pisiformis* and *Taenia serrata*. Whether this difference is entirely attributable to shrinkage of the cells under the action of fixatives, as COHN (1898) believes, is at least questionable.

These differences can scarcely be ascribed to the eccentricity of the plane of section relative to the main axis of the cell, because in many cases at least, the plane passed thru both the nucleus and more than one of the main processes of the cell.

Apart from the brief statement of BARTELS (1902, p. 552) that "sich die drei lateralen Nerven unabhängig von einander aus dem Parenchym differenzieren", and the wholly general statement of MONIEZ (1881) that all the organs of the Cestodes are formed from the connective tissue, I have found no references in the literature to the origin of the central nervous system.

Concerning the histology of the developed nervous system, the views are as divergent as numerous. While many of the earlier authors saw and described this system in various Cestodes, it was not until the time of A. SCHNEIDER (1873) that its function was recognized, and until the present time there has been much discussion as to the details, not only of the structure, but also of the function of its elements. This uncertainty has been due largely to

the extreme difficulty of differentiating these elements from those of the parenchyma in which they are imbedded, and the intimate intermingling of these two tissues with one another. Another source of uncertainty is probably to be found in developmental and physiological differences, to which point reference will be made later. Regarding the origin of the neuro-muscular cells in *Tetrarhynchus longicollis* PINTNER (1880, p. 66) says, that "... sie aus den embryonalartig indifferenten Parenchymzellen entstanden ...". The "ganglion cells" have been described as varying, not only in size, apart from the differences in size which are to be expected in different species, but also in polarity, shape, structure of cytoplasm and nucleus, number of "nucleoli", possession or lack of cell membranes, etc.

Such a distinction as APATHY (1897) makes between ganglion and nerve cells cannot be seen in *Cysticercus pisiformis*, if, indeed, it exists in any other Cestode.

For a full discussion of the different views regarding the conducting element of the nervous system, the reader is referred to COHN (1898, 136 and 138—43). As additional evidence to that given by COHN (1898) and APATHY (1897) in favor of the view that the conducting element is fibrillar and not interfibrillar in character, may be added the observation that the granular cytoplasm in the cephalic ganglia and also at different places in the main nerve trunks may be seen differentiating itself into fibres and the same is true of the cytoplasm of the cell bodies themselves.¹⁾ This cytoplasm is unquestionably neurogenic in function, composing as it does the great bulk of the cephalic ganglia, and therefore the fibres developed from it must be nervous elements.

The views of NIEMIEC (1886), ZERNECKE (1895) and COHN (1898) regarding the conducting element may be considered briefly at this point. These three, as indeed most authors, are agreed that this is fibrillar in character, but they differ as to whether this element is found in the meshes of the network composing the nerve cords, or whether there are specialized fibres running thru and among the latter. The former view is held by NIEMIEC and ZERNECKE, the latter by COHN. The two former authors differ, however, as to whether any portion of the network is composed of parenchyma

1) No distinction can be made at this stage between fibres and fibrillae.

fibres. To quote NIEMIEC (1886, p. 51): "Dass das zarte Balkenwerk das nervöse Element ist, wird bei *Ligula* zur völligen Gewissheit, weil in demselben die verzweigten Enden der Ganglienzellen verlaufen (und nicht in den von den Balken gebildeten Zwischenräumen), und weil aus ihm die Seitennerven entspringen. Es ist jedoch dabei nicht ausser Acht zu lassen, dass Zellen von aussen her, d. h. vom umgebenden Grundgewebe, stellenweise den Nervenstrang durchsetzen und an der Balkenbildung theilnehmen können. Diese beiden Elemente zu unterscheiden, fällt oft schwer, und diesem Umstande ist es auch zuzuschreiben, dass die Ansichten über die Natur der Stränge so lange unbestimmt geblieben waren." ZERNECKE, on the contrary, denies to the "Balkenwerk" any parenchyma fibres whatever. He says (p. 139): "Wenn NIEMIEC ausserdem noch 'Zellen von aussen her den Nervenstrang durchsetzen und an der Balkenbildung theilnehmen lässt, so muss ich für *Ligula* mit Sicherheit dieses Verhalten für andere als Ganglienzellen ausschliessen. Ich halte es für leicht möglich, dass dieser exacte Beobachter hier dasselbe gesehen hat, ohne die Zellen als Ganglienzellen erkannt zu haben."

COHN (1898, p. 139) opposes the views of both the above authors in the following words: "Es ist richtig, dass Verzweigungen typischer, ausserhalb des Nerven gelegener Parenchymzellen in den Nerven eindringen und sich an der Bildung des Netzwerkes betheiligen, ich konnte diesen Vorgang selbst mehrfach constatiren. Es ist ebenfalls richtig, dass Zellen im Innern der Nerven mit ihren Ausläufern sich ebenfalls am Balkenwerk betheiligen: man muss es nur richtig deuten. Die genannten Zellen im Nervenstrang sind eben gar keine 'kleinern Ganglienzellen'; solche giebt es nicht. Es sind vielmehr typische Parenchymzellen, die den von aussen her eindringenden vollkommen gleichwerthig sind, und das Netzwerk im Nerven, an dessen Aufbau die parenchymatösen Elemente weit betheiligt sind, ist also in seinem Ganzen ein reines Grundgewebe, ein Stützgerüst für die leitenden Theile des Nerven — sonst nichts." His own view is stated on p. 142 as follows: "Man muss im Nerven zweierlei Fasern streng aus einander halten: die Netzfaser parenchymatösen Ursprungs und die Fibrillen, die innerhalb der Maschen längs verlaufen, in die homogene Masse gebettet. APATHY unterscheidet sie als

leitende Primitivfibrillen von den Gliafasern. Die Netzfaser als solche können selbstredend nicht auf lange Strecken in der Längsrichtung verfolgt werden; ... die leitenden Fibrillen hingegen konnte APATHY auf seinen Präparaten oft sehr lange Strecken weit verfolgen." The weak point about this argument is that APATHY's work was not done on Cestodes, hence his observations do not necessarily hold true for that group. Further, COHN's answer to NIEMIEC's direct assertion that "in demselben [Balkenwerk] die verzweigten Enden der Ganglienzellen verlaufen (und nicht in den von den Balken gebildeten Zwischenräumen)", that "die genannten Zellen sind ... keine kleinern Ganglienzellen, solche gibt es nicht" is not conclusive.

A comparison of ZERNECKE's figs. 47, 48 and 50 with my Fig. 57 will convince the reader that the nerve fibres do take part in the formation of the network. This latter figure was drawn from a section of *Cysticercus pisiformis* treated by TOWER's method. It represents the points of departure of two branches of one of the main lateral nerve trunks. These branches are seen to communicate directly with each other thru a single unbranched nerve fibre, but for the most part fibres from the branches break up on reaching the cord forming a network as shown. In such a complex tangle of fibres as is here represented, it is obviously extremely difficult to demonstrate beyond the possibility of doubt the existence of anastomoses between individual fibres. That such anastomoses do exist, however, a careful study of several slides prepared by different methods gives every reason to believe. A branching of the fibres has been positively demonstrated in many instances. Such a branching fibre is shown at *x* in the above figure. On the other hand, the view of ZERNECKE (1895, p. 137), that parenchyma fibres take no part in the formation of the network of the nerves, is untenable. It has already been shown that parenchyma fibres and cells are present in the developing ganglia. This fact is unquestionable. Whether these two networks are in actual protoplasmic continuity is uncertain.

The results of this study of the nervous system may be summarized as follows: The neurons are developed simultaneously at several points. There is no relative migration of cells and the different centers of development are not definitely circumscribed. In the main nerve cords and ganglia the neurons are formed from masses of neurogenic protoplasm elaborated either by certain parenchyma cells,

or by the general parenchyma network. Whether certain parenchyma cells themselves become modified to form neurons, or whether the latter are entirely formed from the granular protoplasm laid down by the parenchyma, is a doubtful point. The neurons are placed mainly along the periphery of the cords and send their fibres into the latter. There are no specialized "binding cells". The conducting elements of the nervous system are the nerve fibrillae which enter into close relation with the neuron nuclei and are probably continuous therewith. These fibrillae are bound together into bundles — the fibres, which later branch and anastomose with each other forming a network, thru the meshes of which runs a second, connective tissue, supporting network, which latter is comparatively poorly developed. The fibres are formed from the granular neurogenetic protoplasm. The neuro-muscular cells are developed in situ by the modification of pre-existent parenchyma cells.

g) The Sub-cuticula.

Like the other tissues of the larva, the sub-cuticula is differentiated out of the original parenchyma. In the embryonic condition, both in the young bladder worm and in the bladder wall of the older larva, the sub-cuticular cells are indistinguishable from the rest of the parenchyma and are in union with the, as yet, incompletely differentiated sub-cuticular muscles and their neuro-muscular cells, the cuticula and the underlying parenchyma cells. During the differentiation of the muscles and their consequent separation from the parenchyma network, the connection between sub-cuticular cells and muscles is lost.

The various stages in the development of these cells may be readily followed in passing from the bladder wall of a well developed larva to the neck region. Fig. 51 represents a part of the wall in the former region and Figs. 45 and 50 a few sub-cuticular cells and a "myoblast" from the latter. In the first figure are seen the sub-cuticular cells forming a syncytium of irregularly branched elements which vary greatly both in shape and size. Not all of these cells will form sub-cuticular cells, some of them retaining their original parenchymatous nature, but it is impossible to differentiate between them at this stage. They are all similar in appearance. Accompanying the increase in size of the cells, they show a gradual orientation, their long axes placing themselves perpendicular to the surface of the bladder wall.

The cell bodies become more or less sharply delimited from the surrounding parenchyma, with which, however, as well as with each other, they remain in organic union. Their peripheral processes remain thruout in connection with the cuticula and, as already mentioned in the study of the latter, in places where the stain is not too deep, they appear to pass completely thru the cuticula, not terminating as generally described, in its basal portion. Obviously, in a tissue whose elements are as irregular and as closely packed together as they are in the sub-cuticula, it is very difficult to determine accurately the relations of the different elements to each other. I have, however, satisfied myself beyond question that, in the adult as well as embryonic condition, the sub-cuticula of *Cysticercus pisiformis* and *Taenia serrata* is a syncytium of cells which anastomose with each other and with the subjacent parenchyma. An anastomosis between two adjacent cells is shown in Fig. 50, which represents three sub-cuticular cells and a neuro-muscular cell from the neck region of *Cysticercus pisiformis*, while a similar anastomosis of sub-cuticular cells in *Taenia serrata* is shown in Fig. 49.

An interesting feature of the development of the sub-cuticular cells, which is seen very plainly in tracing it thru the different stages from the bladder anteriorly, is the great increase of staining capacity of the cell body, whereby a distinction between cytoplasm and nucleoplasm is gradually lost, the cell finally appearing as a solid mass of deeply-staining substance. It will be more satisfactory to postpone further consideration of this question until the study of cytogenesis is taken up.

The sub-cuticular cells are lacking in the suckers.

The development of the sub-cuticular cells by a modification of ordinary parenchyma cells, such as is described above, has been stated briefly by LEUCKART (1879—1886).

The Epithelial Question. It may appear to some superfluous to undertake here the resurrection of a question so carefully laid away to rest by BLOCHMANN (1896) but conjured up by several investigators since that time in the hope of adding something to the epitaph written by him in his "Epithelfrage", with the result, however, of comparatively little addition to BLOCHMANN's work. In view of the fact, however, that no investigator has as yet made any thoro study of histogenesis in the Cestodes, and further, since

my views are quite the reverse of those held by BLOCHMANN and his followers, I feel that I ought at this point to pause for a brief consideration of this much disputed question. The importance of considering this question from the ontogenetic viewpoint has been indicated by both BRAUN (1894—1900), and BLOCHMANN (1896, p. 11), from whom I quote the following: "Man wird vor Allem auch die Entwicklung der Plathelminthen von histogenetischen Gesichtspunkten aus untersuchen müssen."

A detailed account of the opinion of all the authors who have considered this subject will not be given here. For such an account the reader is referred to BRAUN (1894—1900), BLOCHMANN (1896) and HEIN (1904). A brief outline of the principal views which have been expressed will, however, be given, followed by a somewhat more detailed account of the writings which have appeared since the publication of "Die Epithelfrage" by BLOCHMANN (1896), inclusive of this article.

The definition of an epithelium as given by BLOCHMANN (1896, p. 3) will be taken as the basis of the following discussion: "Ich verstehe also unter äusserem Epithel eine Zellschicht, die entweder selbst die äussere Oberfläche des Thierkörpers begrenzt, oder auf ihrer Oberfläche eine vom Zellplasma chemisch mehr oder weniger differente Membran erzeugt, die dann ihrerseits den äusseren Überzug des Körpers bildet. Wie diese Membran gebildet wird, durch eine Art von Secretion, oder durch chemische Umwandlung der peripheren Plasmapartien ist für unsere Frage einerlei; ebenso ob diese Membran besondere Strukturverhältnisse hat, oder nicht."

Briefly stated, the following are the views which have been held concerning the homology of the sub-cuticula, basement membrane and cuticula:

1. The cuticula represents the basement membrane of an epithelium which has been lost ontogenetically.
2. The cuticula is a metamorphosed epithelium.
3. The cuticula is deposited by the sub-cuticular cells, which are modified parenchyma cells.
4. The cuticula is deposited by the sub-cuticular cells, which form a true epithelium.

The first two of these theories may, so far as my own investigations are concerned, be passed over with the mere mention. In the development of *Cysticercus pisiformis*, there are at no time any phenomena affording ground for their support. It is true

that, as I have already shown, a part of the cuticula may be cast off during development, but any indication of a cellular structure therein is entirely lacking. I therefore narrow this discussion to the question as to whether the sub-cuticula is simply a modified parenchyma layer, or a true epithelium. The following discussion will apply equally to the sub-cuticula and the so-called epithelium of the excretory ducts, since the structure of the outer layer of the Cestodes is essentially similar to that of the wall of the ducts. In both one finds a cuticula, muscle and parenchyma fibres, and sub-cuticular cells which possess a more or less definite epithelial arrangement. The structure of the wall of the reproductive glands and ducts will not be considered in detail, since these organs have not been studied.¹⁾ The arguments which have been advanced in favor of the epithelium theory may be briefly summarized as follows:

1. The sub-cuticular cells are sharply differentiated from the underlying parenchyma and are not in union therewith.
2. The sub-cuticular cells are the matrix cells of the cuticula, into which their processes extend.
3. The presence of sense cells in the sub-cuticula, which are to be considered as epithelial derivatives.
4. The presence of gland cells in both Cestodes and Trematodes.
5. The sub-cuticular cells are the absorptive cells.
6. The flame cells, which are gland cells and hence epithelial, originate primarily in cells lining the excretory ducts. Hence the ducts are lined by an epithelium.

The objections urged against the epithelium theory are:

1. The sub-cuticular cells are in intimate union with the parenchyma cells, and in some cases, as in the bladder wall of *Cysticercus*, are strictly identical with the latter in form.
2. They are deeply imbedded in the parenchyma and often widely separated from each other by it; thus they do not form the outer layer of the Cestode body, but are separated from the cuticula, with the exception of the fine processes which they send into the latter, by a parenchyma layer — the basement membrane, and a layer of muscles.
3. The outer epithelium is ordinarily conceived as an ectodermal derivative. But the ectoderm in Cestodes is considered to be cast off in the course of development. Therefore the Cestodes cannot possess an epithelium.

1) See Appendix.

Taking up now in their order the points enumerated above, the first argument advanced in favor of the epithelium theory may be dismissed with a few words. A union of sub-cuticular and parenchyma cells has been both claimed and denied. BLOCHMANN (1896, p. 6), himself the staunchest advocate of this theory, admits the possibility of such a union when he says ". . . besonders wenn man annimmt, was vorderhand noch nicht direct erwiesen ist, dass die Ausläufer verschiedener Zellen anastomosiren, eventuell sogar mit den die Nahrung von aussen aufnehmenden Epithelzellen in Verbindung treten". In my own preparations I have demonstrated beyond question the existence of such anastomoses both in the adult and the larva (see Figs. 48 and 51).

The assertion that the cuticula is the product of the sub-cuticular cells and hence the latter must be epithelial because a cuticula is deposited solely by such cells is a pure assumption not based upon any observations. K. C. SCHNEIDER (1902), LEUCKART (1879 bis 1886) and others have pointed out the possibility of the cuticula being a product of the basement membrane of the parenchyma. As a matter of fact, the account of its development which I have given shows that the cuticula is formed before the differentiation of the sub-cuticular cells. It is a product of the undifferentiated parenchyma wall of the body, and therefore the future "neuro-muscular", parenchyma and sub-cuticular cells all take part in its formation. It is not an epithelial product. It is true that the peripheral processes of the sub-cuticular cells do extend into and form part of the adult cuticula, but it is not true that they alone enter into its composition, since ordinary parenchyma fibres likewise extend into and form part of it; and it is primarily formed by processes of cells which have not yet assumed the epithelial form and arrangement of the adult sub-cuticula.

The third argument advanced in favor of this theory I am not prepared to discuss in detail, since I have not succeeded in differentiating sense cells in *Cysticercus pisiformis*, much less in tracing their development. Since, however, the larva originally consists solely of undifferentiated parenchyma, the only conclusion possible is that the original source of the sense cells, like that of every other tissue, must be the parenchyma. Furthermore, the argument that sense cells in other invertebrates are of epithelial

origin and hence must be so in Cestodes. has no more weight than the argument that all other invertebrates have an epithelium and hence the Cestodes must likewise possess one; or than that of BLOCHMANN (1896, p. 3). that "Cestoden und Trematoden müssen ein Epithel haben. Sie haben es auch".

The fourth argument for this theory likewise falls somewhat outside the scope of this paper, since gland cells except flame cells are wanting in *Cysticercus pisiformis*. It may be remarked in passing, however, that there has been no evidence presented to show an epithelial origin for these cells, at least in the Cestodes. A gland cell figured by PINTNER (1903, fig. 29) shows very clearly an intimate union of this cell with the adjacent parenchyma. This is at least suggestive of a possible parenchymatous origin for these cells, in spite of the statement of BLOCHMANN (1896, p. 3) that "Diejenigen, welche unsere Thiere nur aus Parenchym bestehen lassen, müssen also die weitere unwahrscheinliche Annahme machen, dass einzellige Drüsen bei ihnen aus dem Parenchym (Bindegewebe) hervorgehen, was sonst nirgend im Thierreich festgestellt ist". And the mere fact that in other animals glandular elements are epithelial in origin, is, as I have endeavored to show in my criticism of argument 3, not conclusive proof that they are so in the Cestodes.

The claim that the sub-cuticula performs the function of absorption in Cestodes is probably correct. There is, however, no evidence to show that this function may not be partly performed also by parenchyma fibres which enter the cuticula.

In the discussion of BUGGE's work the reasons for rejecting the theory of an epithelial origin for the flame cells have already been stated and need not be repeated at this point.

Considering now the arguments which have been advanced against the epithelium theory: The fact that the sub-cuticular cells are in union with the underlying parenchyma does not in itself alone constitute a valid objection to this theory, nor does the fact that they may assume a stellate form and be widely separated from one another by intercellular bridges, thereby strictly simulating the appearance of a parenchyma tissue. For, as has been pointed out by BLOCHMANN (1896, 1897), HEIN (1904) and others, there are occasional instances in which a true epithelium may lose its epithelial character to assume the character of parenchyma.

The most recent opponent of the epithelium theory, BOTT (1896,

p. 120)¹⁾, has urged this argument as disproving the existence of an epithelium in the bladder wall of *Cysticercus* (sp.) in the following words: "Sehr schwierig gestaltet sich für die Blasenwand die . . . Epithelfrage. Eine epitheliale Zellenanordnung wie im Scolex ist sicher nicht vorhanden; die äussersten Zellen sehen ganz ebenso aus, wie die Parenchymzellen, sie liegen in weiten Abständen von einander und zeigen die gleichen Beziehungen zu dem Maschenwerk der Grundsubstanz wie die tiefer gelegenen Zellen. Auf der anderen Seite ist hervorzuheben, dass diese äusseren Zellen mit ihren peripheren Ausläufern in der gleichen Beziehung zur Cuticula zu stehen scheinen, wie . . . sonst die Epithelzellen. Ob dies genügt, um an der Blasenwand von einem 'Epithel' zu sprechen, dürfte zweifelhaft sein. Zum Begriff 'Epithel' gehört eben doch . . . eine bestimmte Zellenanordnung, und wenn man hierin auch eine grosse Freiheit zugestehen will, so wird man weit zerstreuten, verästelten Zellen, wie sie in unserem Falle vorliegen, doch kaum die Bezeichnung von 'Epithelzellen' zuerkennen dürfen. Wollte man es aber doch thun, so besteht gar kein Grund, die tiefer gelegenen Zellen nicht auch als Epithelzellen zu bezeichnen und die ganze Blasenwand als ein mehrschichtiges Epithel aufzufassen. . . . Im Übrigen drängt sich bei Betrachtung der beschriebenen Schnitte die Annahme geradezu auf, dass die ganze Wand der Cysticercusblase aus gleichartigen Parenchymzellen besteht, und dass die spezifische Ausbildung der peripheren Zellen — ihre Beziehung zur Cuticula — lediglich eine Folge ihrer Lage ist. Da nun aus der so beschaffenen Blasenwand Scoleces hervorgehen können, so würde daraus folgen, dass auch das am Scolex auftretende Epithel nicht eine spezifische Zellensart repräsentirt, die zu den inneren Bindegewebszellen in scharfem Gegensatz steht, sondern dass wir es hier eben mit epithelial angeordneten Parenchymzellen zu thun haben, wie ja auch bei den Wirbelthieren Bindegewebszellen eine epitheliale Anordnung gewinnen können."

In reply to this argument, BLOCHMANN (1897, p. 463) cites the instance of the epithelium in the protecting cap covering the embryonic fin rays of *Spinax niger*, which epithelium presents the appearance of a loose parenchyma tissue. He says: "Nichts steht der Annahme im Wege, dass auch in der Wand der Cysticercusblase

1) BOTT only questioned the theory in regard to the bladder wall of *Cysticerci*.

unter besonderen Bedingungen, die hier sicher herrschen, die Epithelzellen eine besondere Gestalt angenommen haben. Darum hat man noch lange keinen Grund, auch die tiefer liegenden verästelten Parenchymzellen ebenfalls als Epithelzellen zu betrachten und die Blasenwand als mehrschichtiges Epithel aufzufassen, um so weniger als bisher von keinem wirbellosen Thier ein mehrschichtiges Epithel bekannt ist. Ebensowenig liegt aber ein Grund vor, die Blasenwand der Cysticerken ausschliesslich aus Parenchymzellen bestehen zu lassen, wenn eine solche Ansicht durch die Befunde am Bandwurmkörper widerlegt wird. Daß die Blase ein secundäres Organ ist, unterliegt keinem Zweifel. [A most remarkable assertion!] So wird man zur Beurteilung des Baues der Blase von dem Bandwurmkörper ausgehen müssen und nicht umgekehrt (!).” An answer which replies only in part. True it is that an epithelium may occasionally, tho but rarely, assume the appearance of a parenchyma tissue, but that fact in no way refutes BOTT’s argument that “so besteht gar kein Grund, die tiefer gelegenen Zellen nicht auch als Epithelzellen zu bezeichnen und die ganze Blasenwand als ein mehrschichtiges Epithel aufzufassen.” Furthermore, the bladder is not a secondary organ. The bladder is the primary organ out of which the scolex is developed and its tissue represents the primary condition from which secondarily the scolex tissues are differentiated, as BOTT infers. Moreover, if it be true, as BLOCHMANN says in the same place, that the difference in staining reaction “zeigt doch zur Genüge, daß zwischen den Epithel- und Parenchymzellen wesentliche Unterschiede bestehen”; and if, furthermore, the bladder wall does possess an epithelium, why is it that we cannot differentiate between these two tissues thru their staining reaction here as well as in the scolex of the larva or in the adult *Taenia*?¹⁾ Surely, if there is any specific difference between epithelial and parenchyma cells in the bladder wall, it ought to show itself in some way, either thru form, arrangement of cells or otherwise. But if the reader will refer to Fig. 51 which represents a section of the bladder wall of a well developed larva, he will at once see the impossibility of making any distinction between these two tissues in this region. Furthermore, if difference of staining reaction be significant, why is it that one finds in the same section some sub-cuticular cells so densely stained as to render

1) A distinction is not always possible even there.

a differentiation between nucleus and cytoplasm impossible, while in others a distinct nucleus is clearly differentiated from the cytoplasm? Why is it, furthermore, that in some preparations of *Taenia serrata* a distinction, so far as color reaction is concerned, is impossible between the subcuticular cells and those of the subjacent parenchyma? I shall revert to this question of the staining reaction later.

In answer to the second objection to the epithelium theory, namely, that the deep position of the sub-cuticular cells imbedded in the meshes of the parenchyma and their consequent separation from the cuticula by muscle layers and basement membrane is not in accord with the true conception of an epithelium, it has been pointed out by BLOCHMANN (1896), HEIN (1904), ZERNECKE (1895) and others that in many other invertebrates, notably *Hirudo*, *Arion*, the Turbellaria, Oligochaeta and Echinodermata, the epithelial cells are often imbedded in connective tissue elements, blood vessels, etc. It is to be noted, however, that according to BLOCHMANN's definition cited above an epithelium "entweder selbst die äussere Oberfläche . . . begrenzt, oder auf ihrer Oberfläche eine Membran erzeugt".

Regarding the presence of muscles between cuticula and sub-cuticula, ZERNECKE (1895: 149) says: "Offenbar ist hier das Eindringen der Fasern ein secundärer Vorgang", and a similar view has been expressed by BRAUN (1894—00). This statement is directly controverted by a study of the histogenesis which shows both the sub-cuticular cells and muscles developed in situ. There is never a secondary in-pushing of the muscles between the cells.

Further, the experiments of JANDER (1897) on *Dendrocoelum* have been urged as showing a probable inward migration of the sub-cuticular cells from their original epithelial position on the surface, in the Cestodes. I can only say in answer to this inference that what is true in *Dendrocoelum* is not necessarily true in *Cysticercus*, and I have positive evidence from my own observations to show that such a migration does not occur in this form.

My observations do not admit of a full discussion of the third objection to the epithelial theory. In embryo as well as adult, the Cestodes present such an aberrant type of development that it is impossible to homologize their embryonic structures with the germ layers of other animals. Suffice it to say that if an ectoderm is present at all in the Cestodes, it is probably lost in embryonic life.

Certainly it is impossible, in *Cysticercus pisiformis* at least, to homologize the sub-cuticula with an epithelium of ectodermal origin. An outer epithelium, however, is not necessarily an ectodermal structure, for in regeneration experiments on the lower animals it has been shown that originally ectodermal structures may be regenerated from entoderm. I refer to the experiments of RIEVEL (1896), v. BOCK (1898), HAASE (1898) and KROEBER (1900) on Annelids. The fact remains, however, that an outer epithelium is never developed normally from any other layer than the ectoderm.

The statement of PINTNER (1889, p. 416, footnote) that the views of those authors who deny to the Cestodes any ectodermal derivatives "werden um so unannehmbarer, wenn man bedenkt, zu welchen Konsequenzen dieselben mit Rücksicht auf die Entstehung des Nervensystems führen", loses its force in view of the fact that this system originates in the parenchyma.

To recapitulate: I deny the presence of an epithelium in *Taenia serrata* for the following reasons:

1. The sub-cuticular cells are merely parenchyma cells modified in situ, retaining their connection with underlying parenchyma cells and in many cases, even in the adult worms, indistinguishable from the latter in any way save position.

2. Excepting the processes which they send into the cuticula, they are separated from the latter by parenchyma fibres and muscles and hence do not constitute the outer body wall.

3. The cuticula does not arise from the sub-cuticula, but is developed from the parenchyma before the differentiation of the latter layer.

4. Cytogenesis and Nuclear Significance.

Since the days of SCHLEIDEN and SCHWANN the genetic continuity of cells has been an accepted fact, and the statement of VIRCHOW (1855, p. 23) "*omnis cellula e cellula*" has become a biological axiom.¹⁾ My observations on cytogenesis in both *Cysticercus pisiformis* and *Taenia serrata* point very strongly to an exception to this law in these forms, and suggest most forcibly the origin of

1) The independent or spontaneous origin of cells has been claimed or conjectured by several authors since this time; notably SHELDON (1887), HENKING (1888) and TICHOMIROFF (1894). HENKING has more recently however, modified his previous statements.

cells from a "cytoblastema" as was maintained so long ago by the first named authors.

In such an early stage of development as is shown in Figs. 15 and 16, one sees lying in the meshes of the parenchyma network irregular masses of coarsely granular cytoplasm, *mcy*. These masses, which are small at first but soon increase in size averaging 15 to 20 micra in diameter and occasionally exceeding 30 micra, are not restricted to any particular part of the larva but are scattered indiscriminately thru it. They are mostly irregularly ovoid or pyriform in shape. Furthermore, the granular protoplasm composing them is not necessarily collected in definite masses at all points, but may be distributed along the parenchyma strands as already described in an early part of this article and as is figured in Fig. 15. It occurs both where the cells are densely packed together and where they are widely separated, but naturally the definite masses are found only among the scattered cells. The source of this protoplasm is the pre-existent parenchyma strands.

Soon after the formation of these definite protoplasmic masses, the observer may note sometimes one, sometimes several, small, deeply-staining granules scattered haphazard thru the mass. These granules vary in size from those $1\frac{1}{2}$ micra in diameter to those so minute as to be with difficulty discernible under 2850 diameters. This difference in size I consider due to differences in development of the different granules. Frequently one finds one larger and several smaller granules, sometimes they are of approximately the same size. With their growth in size they usually, tho not always, surround themselves with a clear zone which increases in size as the granules increase.¹⁾ They also vary greatly in shape, some being round, others elliptical or irregular in outline, which differences may to some extent, but not entirely, be due to the position of the plane of section relative to the axes of the granules. Shortly succeeding the formation of these granules, a nuclear membrane is formed around them; the newly formed nucleus, together with a small mass of cytoplasm, becomes partly constricted from the parent mass — the daughter cell has been formed. Similar daughter cells are then formed from the parent mass, but all remain in syncytial union both with this mass and with one another.

1) This zone is clearly shown in the figures of TOWER (1900), PINTNER (1880) and CHILD (1904). TOWER refers to it as the "hyaline" part of the nucleus.

In Fig. 10 is represented a small portion of the wall of the larva at a stage in which the scolex rudiment is just forming. It shows a large mass of cytogenetic protoplasm, *mcy*, containing three developing nuclei. In two of these the nuclear membrane is well formed, while the third is represented only by a single large, densely stained granule. It is interesting to note here the difference presented by the two young nuclei and the three older nuclei in the meshes of the parenchyma above. The three latter are filled with granular nucleoplasm which appears identical with, tho possibly a little deeper stained than, the cytoplasm outside the nucleus. The two former contain but a very few granules of nucleoplasm and are consequently very lightly stained. The darkly stained granule lies free in the granular cytoplasm.

Fig. 12 shows a group of nuclei developing from a central mass of protoplasm which has nearly been used up in the manufacture of the nuclei already formed. The two cells, x , x_1 , are probably very early stages of flame cells, the upper unquestionably so. A curious appearance is presented by x_1 . This nucleus shows at its two opposite poles two triangular-shaped, densely-staining masses. x shows a single such mass at the pole opposite to that at which the basal plate and ciliate process are developing. This structure is frequently observed in developing flame cells and others. Its significance is doubtful. So far as I can judge, it is merely a thickening of the nuclear membrane without any special significance. It is possible that it represents a reserve supply of chromatin to be later used up in the economy of the cell. The significance of the three darkly-stained processes attached to x_3 is likewise uncertain. Four of the cells x , x_1 , x_2 , x_3 have already been constricted off from the parent mass of protoplasm¹⁾, a fifth cell x_4 has been partly constricted off, while the sixth x_5 is just developing a nuclear membrane about its three darkly-staining granules. Close to this nucleus lies a very small granule whose meaning is uncertain, but it is probably similar to the granules in x_5 . In four of these nuclei there is evident a narrow lightly-stained zone surrounding the contained granules. The other two nuclei do not show it.

Another group of developing cells is represented in Fig. 6.

1) I have no means of determining absolutely that all of these cells have been formed from this mass. Their close proximity to, and union with it, however, renders this supposition probable.

Here there is little question as to the origin of all the nuclei. The difference in staining property of different nuclei is very clearly shown, to which point reference will be made later. In nucleus *x* the clear zone surrounding the central granule is very evident, while the small granules on its periphery will probably take part in forming a nuclear membrane. It is probable that from the two groups of granules shown imbedded in the protoplasmic mass more than one nucleus to each group will be formed, the granules separating from each other to form smaller groups. Usually a single nucleus does not contain as many granules as are represented in each of these groups. Other masses of cytogenic protoplasm are shown in Figs. 34 and 51. These, however, present no features different from those already described.

Perhaps none of the tissues of the larva present this spontaneous cell generation as beautifully as does the nervous tissue in the developing cephalic ganglia. This is because of the large size of the developing ganglion cells and their comparative isolation from other tissues (see Figs. 62 and 63).

The application of the term "nucleolus" to the nuclear granules as has been the custom hitherto appears to me unfortunate. Containing, as they do in many cases, most of the staining matter of the nucleus, they represent rather the chromatin than the true nucleoli. In this connection the representation by CHILD (1904, Fig. 10) of a close skein arising from a "nucleolus" in *Moniezia expansa* is of interest.

What is the source of these granules? It is evidently the undifferentiated cytogenic protoplasmic masses. The reader may ask at this point what proof there is to show that the granules arise independently of other granules. May they not arise by division of pre-existent granules? I have made a very careful study of this point and while I am not prepared to deny absolutely such an origin to the granules, I can say that the weight of evidence is against such a theory. Obviously in a rapidly growing tissue such as is found in an immature larva, where the nuclei are so closely packed together that in many places they appear to be in actual contact (Fig. 17¹) it is impossible to answer this question. But in places where the tissue is more open, I have succeeded in several cases in locating developing granules of $1\frac{1}{2} \mu$ in

1) An actual contact of nuclei is not shown in the figure.

diameter entirely apart from any other granules. Furthermore in thousands of nuclei examined I have never yet been able to see a granule that was undoubtedly in a state of division. It is true that I have seen such a lobed granule (as is shown at x in Fig. 13) and it is possible that this is a dividing granule, but it is also possible that it represents an agglomeration of several granules, rather than the division of a single one. Such cases are the exception and not the rule, however, and while they render possible an interpretation of the phenomena observed by the assumption of a 'division of granules in some cases, they cannot overthrow the evidence offered by those very small granules which are found entirely separated from all others, not only in the same section but in adjacent ones.

Further evidence in support of the theory of an independent origin of granules from a cytogenic protoplasmic mass is offered by the cell shown in Fig. 11. Here one sees a granule, which is less dense on one side than on the other, surrounded, as is usually the case, by a clear zone in the protoplasm. I interpret this as a developing granule which has not yet acquired the same density thruout. The nuclear membrane is well formed about part of the cell, but incompletely formed about other parts. This cell was selected from a young larva and was so situated that I could determine that it was entirely isolated from all other cells. Here then is an evidently immature nucleus containing an immature granule, which is developing entirely apart from all other nuclei or granules.

I have not been able to find a single instance of mitosis in either *Cysticercus pisiformis* or *Taenia serrata*.¹⁾ In a few instances however I have seen some evidence of the origin of new nuclei by the division of a pre-existent nucleus. Such a case is represented in Fig. 5. Here are seen two distinct, darkly stained granules lying in the nucleus, while between them is a distinct line, with two or three small swellings. This line is apparently a new nuclear membrane arising to separate the old nucleus into two parts. The condition here presented is not fundamentally different however from that already described, the only difference being that here two granules became surrounded by a common membrane at first, to

1) See Appendix.

separate later, instead of each one having its own individual membrane developed at the outset.

If my theory be correct, then the nucleoplasm is, fundamentally, the same as the cytoplasm, and is differentiated from the latter under conditions not at present understood, but which are probably entirely physiological in character. It is possible that the nuclear granules are merely condensed masses of undifferentiated protoplasm, chemically the same as the remaining protoplasm of the cell and differing from the latter only in density. The fact that a clear zone usually surrounds the developing granule speaks for the probability of the formation of the latter by the condensation of the protoplasmic granules in a given area. The development of the basal plate and ciliate process from granules which in every way appear similar to the other granules in the nucleus, the formation of a nuclear membrane by a condensation of protoplasmic granules and the frequent occurrence of such granules on the membrane are all facts which speak for the essentially simple protoplasmic character of these granules. But their constant occurrence in the nucleus indicates that they have a definite and important function to fulfil and that they are, to some extent at least, different from the remaining protoplasm. In sections of the scolex of *Taenia serrata* stained in HEIDENHAIN'S haematoxylin, wasserblau and picric acid, I have found dense masses of protoplasm whose structure lends ground to the belief that the nuclear granules are something more than mere protoplasmic condensations (see Fig. 8). I have not been able to establish positively their identity, but that they are cellular elements and not mere artifacts is proven by the fact that they contain developing nuclei, the granules of which are stained black or dark brown by the haematoxylin while the cytoplasm is stained blue by the wasserblau. These masses are very dense and it seems probable that if mere condensation of protoplasm were sufficient to account for the dark nuclear stain, then these masses would take some of the nuclear stain — the haematoxylin. But, excepting the nuclear granules, such is not the case. They are stained intensely blue without showing a trace of the haematoxylin.

What is the source of the nuclear membrane? It is differentiated from the original granular cytoplasm. In Fig. 4 is represented a developing cell. In this figure the nuclear membrane is clearly shown on one side of the cell as a distinct, darkly-stained border, which gradually merges in either direction into the un-

differentiated granular cytoplasmic mass. In Fig. 5 the developing nuclear membrane shows three enlargements which are identical in appearance with the deeply-staining granules already described, indicating a similarity of origin for both. If then, the granules, as I hope to show later, originate in the cytoplasm, the nuclear membrane presumably arises in a similar fashion. In this connection compare also the cell figured at *x* in Fig. 6. The nuclear granules usually arise before the nuclear membrane as described above but the two may arise simultaneously, or the membrane may even take precedence of the granules (*x* Fig. 33).

This spontaneous method of cytogenesis, if one may associate the term spontaneous with biological phenomena, is not restricted to the larva, but occurs likewise in the adult *Taenia*. An instance of this is shown in Fig. 34 where are seen two flame cells developing from a cytogenetic protoplasmic mass. Fig. 49 represents another of these masses lying in and forming part of the parenchyma syncytium, while in Fig. 46 is shown a probably similar cell mass from which are developing three sub-cuticular cells.

The difference in staining reaction between the sub-cuticular and parenchyma cells has been urged by both BLOCHMANN (1897) and HEIN (1904) as evidence of a specific difference between these two tissues. I maintain that this is a misinterpretation of observed facts and that these differences are rather of physiological than of morphological import. RÖSSLER (1902) has pointed out that in passing from the bladder wall to the neck and scolex in *Cysticercus fasciolaris* and *tenuicollis* the nuclei change their appearance, becoming progressively more deeply stained. And this observation I can verify in *Cysticercus pisiformis*. The change is a gradual one. Accompanying the elongation and increase in size of the cells, the nuclei maintaining approximately the same size, but becoming oval in shape, the cytoplasm becomes continually more densely stained and the nucleoplasm likewise, the two approaching each other more nearly in density until finally a distinction is no longer observable, the cell body staining with uniform density thruout. A comparison of Fig. 51 with Figs. 45 and 50 will make this difference clear to the reader at a glance. This phenomenon is not of occasional, but of general occurrence.

In the adult sub-cuticula, varying conditions are encountered. Occasionally the nucleus of the sub-cuticular cells is plainly discernible (Fig. 47 and *sc_x* Fig. 48); in other preparations the cell

body is densely stained and a nucleus may only be distinguished with difficulty (Fig. 49); while in still others the cell is so heavily stained that no differentiation between nucleus and cytoplasm can be made even with the most searching examination (*sc*, Fig. 48). The last figure shows a small section of the sub-cuticula in the neck region of *Taenia serrata*. Two of the sub-cuticular cells *sc_x* show a granular protoplasm containing a single small granule surrounded by the usual lighter zone in the protoplasm, while the other sub-cuticular cells *sc* are stained heavily thru their entire mass. The chalk body cell, *cca*, and a cell, *pc*, which probably belongs to the parenchyma are likewise densely stained. Here one finds two cells of the same tissue in close proximity to one another yet presenting different staining reactions.

I have stated above, in my answer to the view of BLOCHMANN (1897) and HEIN (1904) regarding the significance of the difference in staining reaction of the sub-cuticula and parenchyma, my reasons for refusing to interpret this difference as indicative of a specific morphological difference between these tissues. How, then, can be explained those differences which exist between parenchyma and sub-cuticula in the same preparation¹⁾ as well as those differences exhibited by a single tissue in different preparations, and by individual cells of the same tissue lying side by side in the same preparation? Three alternatives are suggested. First, these differences may be attributable to irregularities in fixation and staining; second, they may be due to developmental differences in different cells and tissues; and third, they may be caused by different physiological conditions in different elements even in the same preparation. But little weight may be attached to the first hypothesis because of the universal difference existing between the cells in the bladder wall and in the scolex and neck of the larva. Were the difference in staining reaction due solely to inconstant action of the fixative or stain, we should expect occasionally to find the densely stained cells in the bladder wall and the lightly stained ones in the scolex as well as vice versa. But such is never the case. Furthermore, the young larvae invariably present the same nuclear pictures that are found in the bladder wall of older larvae, never are densely stained cells there present. And lastly, the conception of a fixative or stain acting differently in cells lying within a few

1) See page 231 in this connection.

mira of each other is quite irrational. On the other hand, the fact that the muscles stain unevenly in iron haematoxylin, the finer fibres losing the stain much more readily than the coarser, suggests the possibility that the densely stained cells are simply over-stained. Such an explanation, however, is improbable in the case of two cells of approximately the same size lying closely side by side (*see* Fig. 48).

That such a difference is developmental has much evidence in its favor. Thus in the bladder wall, where the tissues are younger than in the scolex and neck, the cells constantly stain less deeply than in the latter region. And in the young bladders, they are invariably comparatively lightly stained.¹⁾ Opposed to this view, however, is the fact, already mentioned, that in some adult proglottids I find the cells lightly stained and showing a distinct nucleus, while in others they are densely stained and a nucleus is with difficulty if at all distinguishable.

I am inclined, therefore, to accept the third hypothesis, namely, that the differences in staining reaction presented by different cells and tissues in *Cysticercus pisiformis* and *Taenia serrata* are due primarily to differences in the physiological condition of these cells and tissues. It is quite probable, however, that developmental differences do play a part. Thus cells in different stages of development may be differently constituted physiologically and hence present differences in staining reaction. That the nuclei are either physiological or developmental modifications of originally undifferentiated cytoplasm is strongly suggested by the fact that in a preparation from the neck of *Taenia serrata* are found many different kinds of cell bodies in the flame cells. In some there is a dense, more or less coarsely granular protoplasm with no distinction between nucleus and cytoplasm visible under a magnification of 2850 diameters (Figs. 22 and 26), while in others the cytoplasm is very small in amount and the nucleus lightly stained, but very distinct and showing distinct nuclear granules (Fig. 20).

While my investigation of nuclear phenomena in *Cysticercus pisiformis* and *Taenia serrata* is far too brief to enable me to make any dogmatic statement thereupon, I can nevertheless present a theory regarding these phenomena which may serve as a working

1) In this connection see also my discussion of different neuron types (page 218).

basis for future investigators in what seems to me a most suggestive field for research.¹⁾ I believe that the nucleus in these forms is not a morphological, but a physiological entity; that the nuclear granules are fundamentally the same as the remaining protoplasm of the cell, but are differentiated therefrom under physiological conditions which we do not at present understand; that these granules are perhaps reserve material stored up in the nucleus for future use, the entire cell body being thus occasionally converted into a nucleus; and that the nucleus varies in structure from time to time in response to varying physiological demands made upon it. (The varied pictures presented by the ganglion cells, to which brief reference was made in the discussion of the nervous system, are readily explained by these theories.) Further, if my interpretation of my observations be correct, then distinction between germ and somatic plasm is obviously impossible; a special vehicle for the transference of hereditary qualities is entirely wanting; such qualities must be transmitted by the undifferentiated protoplasm; cell lineage is manifestly lacking; a mosaic theory is plainly untenable; and the fate of any given embryonic element — whether it shall form parenchyma, muscle, nerve etc. — must be determined by physiological causes alone.

Previous to the work of CHILD (1904) on *Moniezia expansa*, there is no record of amitosis in the Cestodes, altho BUGGE (1902) has called attention to the lack of mitoses in the development of the flame cells. And the total absence of mitoses in the figures of ST. REMY (1901) representing the development of the oncosphere of *Taenia serrata* is noticeable.

But it was CHILD (1904) who first described amitosis in the Cestodes. A detailed review of his work will not be given here, but attention is called to a few statements which he has made. On p. 548 he says: "Sometimes one or two small bodies stained like the nucleolus may be seen." These "small bodies" I take to be identical with the "nucleolus" except in size. They both correspond

1) Some of these points have already been suggested by CHILD (1904). See the discussion of his paper (page 245).

to my "nuclear granules". He says further "... often two or three of these small bodies are seen, sometimes appearing as if in contact with the nuclear membrane along the line of the constriction (figs. 5b and 11a)." The appearance presented in fig. 5b is similar to that in my Fig. 5. I consider the "small bodies . . . in contact with the nuclear membrane" as probably sharing in the formation of the latter. And further "Whether the new nucleolus arises in all cases from the old I have been unable to determine with certainty . . . I think it not impossible that the new nucleolus may, in some cases at least, arise independently of the old." I have determined with a high degree of probability that it does arise independently of the old in my preparations. Under "General Considerations" (p. 556), he says: "It is scarcely possible that *Moniezia* differs from the majority of other forms in the amitotic multiplication of its sexual nuclei." This statement is open to grave doubt. While I have not studied the development of the sexual organs in *Taenia serrata*, CHILD's account shows that mitoses are exceedingly rare in the development of these organs in *Moniezia*.¹⁾ In the spermatogenesis and oogenesis of other animals, on the contrary, one finds not only numerous mitoses, but the structure of the resting nuclei show the chromatin arranged in a network instead of in "nucleoli" as described by CHILD. Regarding the individuality of the chromosomes and the germ plasm, he says (p. 557): "If cells which pass thru a long history of amitotic division are capable of giving rise to sexual cells, it is difficult to see how the hypothesis of the individuality of the chromosomes can be maintained. Defenders of this hypothesis may claim that all the chromatin substance is concentrated in the nucleolus, that there is in this a definite region or 'sphere of influence' corresponding to each chromosome, and finally that each new nucleolus arises from the old, each receiving an equal part of the regions. All that can be said against a hypothesis of this sort is that there are no facts to support it. It is difficult, to say the least, to conceive how any equal division of nuclear elements such as WEISMANN's theory demands could occur in the budding of a minute nucleolus from a larger one. Moreover, it is probable that at least in many cases the new nucleolus arises independently of the old. That a chromosome is temporarily an individual may be readily admitted; that it

1) See Appendix.

may persist thru several cell-generations is possible; but my observations indicate that, in *Moniezia* at least, it is not of fundamental significance, being merely the product of temporary conditions and persisting as long as these persist. . . . The cells which give rise to the sexual cells in *Moniezia* do not differ visibly in any way from the cells of the parenchyma. Apparently those nuclei which are affected by certain conditions develop into sexual cells while those not thus affected may develop in other directions. Yet the parenchymal syncytium . . . shows a considerable degree of cytoplasmic differentiation . . . its cells are essentially tissue cells, not a reserve stock taking no part in the formation of the body. Nevertheless some of them become germ cells . . . I believe that these facts possess a certain significance as indicating that there is no fundamental and continuous distinction between tissue cell and germ cell. The cells become what conditions determine. In my opinion the cell, so far as it is an individual at all, is primarily a physiological and not a morphological individual."

With most of CHILD's conclusions I heartily agree. In view, however, of the extremely degenerate character of the Cestodes, great care should be exercised in applying to other forms any conclusions deduced from observations made in this group. That the cell "is primarily a physiological and not a morphological individual" however, may be true in forms other than the Cestodes. The well known ability of certain animals to regenerate lost parts from parts unrelated to them is of significance in this connection.

The difference in staining reaction in different cells due, in my opinion, solely to the amount of nuclear material stored up in them at any time and not to any constant, specific morphological difference, has been mentioned by various authors, notably LANG (1881), HOFMANN (1899) and RÖSSLER (1902).

At the end of each section, has already been given in detail a summary of the facts of histogenesis and cytogenesis in *Cysticercus pisiformis*. It remains only to emphasize the most important points in the following:

5. Conclusions.

Cysticercus pisiformis presents to us an extremely simple type of histogenesis, the various tissues being developed exclusively by modification in situ of a pre-existent undifferentiated tissue — the

parenchyma. In correspondence with its simplicity of development, *Taenia serrata* shows a very simple type of adult structure, the various tissues being comparatively little differentiated from one another. It is owing largely to this simplicity that the difficulty of distinguishing the various tissues from each other has arisen, and in accordance therewith, the very considerable differences of opinion of various authors regarding the structure and homology of these tissues. This confusion has been due in part, moreover, to lack of knowledge concerning the precise method of formation of the tissues and the a priori assumption of various processes of growth based solely on knowledge of the adult structure.

The presence of an ectoderm and the occurrence of any process of gastrulation in the development of *Taenia* is extremely doubtful. The lack of a true epithelium and the simple character of its tissues and mode of nuclear increase, are probably an expression of the degenerate character of this worm.

The role of the chromosomes in heredity is entirely lost; the nucleus is probably not a morphological, but a physiological unit; the fate of any cell is determined not by its morphological structure but rather by its physiological environment.

It gives me pleasure in concluding this paper to acknowledge my indebtedness to Dr. HENRY B. WARD for suggesting this problem to me and for his kindly advice and criticism during my work.

6. Appendix.

Since writing the above I have read a series of articles by CHILD (CHILD, C. M., 1907, Studies on the relation between amitosis and mitosis, in: Biol. Bull., Vol. 12, No. 2, p. 89—114; No. 3, p. 175—190; No. 4, p. 191—224; Vol. 13, No. 3, p. 138—160; No. 4, p. 165—184).

In these articles CHILD has amplified his preliminary account, showing that in certain stages in the development of the sexual cells, mitoses are common.

In the studies which I am conducting at present on the histogenesis of the reproductive organs in *Taenia serrata*, I have verified CHILD's account in many points, but not in all. In the maturation of the egg I find numerous mitoses with well developed attraction spheres. The number of the chromosomes is inconstant, as is also

the number of polar bodies formed, one being the most common number. Typical skeins are not formed.

In spermatogenesis on the contrary, while well marked skeins are formed, I have not yet, in hundreds of testes examined, found a single metaphase or anaphase of caryokinesis.

So far as my study of the development of the walls of the reproductive organs has gone, it strengthens rather than weakens my views in opposition to the epithelium theory.

These statements are not final as my studies are not yet complete.

December 1907.

Literature.

- APATHY, ST., 1897, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 12, p. 495—748.
- BARTELS, E., 1902, *Cysticercus fasciolaris*. Anatomie, Beiträge zur Entwicklung und Umwandlung in *Taenia crassicollis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat., p. 511—570.
- BLOCHMANN, F., 1895, Über freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern, in: Biol. Ctrbl., Vol. 15, p. 14—25.
- , 1896, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden, Hamburg.
- , 1897, Zur Epithelfrage bei Cestoden, in: Zool. Anz., Vol. 20, p. 460—463.
- v. BOCK, MAX, 1898, Über die Knospung von *Chaetogaster diaphanus*, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 31, p. 105—152.
- BOTT, A., 1896, Über einen durch Knospung sich vermehrenden *Cysticercus* aus dem Maulwurf, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, p. 115—140.
- BRAUN, M., 1894—1900, Cestoda, in: BRONN Klass. Ordn. Tierr., 1900.
- BUGGE, G., 1902, Zur Kenntniss des Excretionsgefäß-Systems der Cestoden und Trematoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat., p. 177 bis 234.
- CHILD, C. M., 1904, On amitosis in *Moniezia*, in: Anat. Anz., Vol. 25, p. 545—558.
- COHN, L., 1898, Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cestoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Anat., p. 89—160.
- GRIESBACH, H., 1883, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Cestoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 22, p. 525—584.
- HAASE, H., 1898, Über Regenerationsvorgänge bei *Tubifex rivulorum* mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems, in: Z. wiss. Zool., Vol. 65, p. 211—256.

- HARTING, . . ., 1873, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques, in: Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam, Vol. 13, p. 1—84.
- HENKING, H., 1888, Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46, p. 289—336, 4 pl.
- HEIN, W., 1904, Zur Epithelfrage der Trematoden, *ibid.*, Vol. 77, p. 546—585.
- HOFMANN, K., 1899, Entwicklung von *Distomum leptostomum*, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Syst., p. 174—204.
- HOFMANN, . . ., 1901, Einiges über die Wanderung von Taenienembryonen, in: Berlin. thierärztl. Wochenschr., 1901, p. 537—541.
- JANDER, R., 1897, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Anat., p. 157—204.
- KRAEMER, H., 1892, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Cestoden der Süßwasserfische, in: Z. wiss. Zool., Vol. 53, p. 647—722.
- KROEBER, J., 1900, An experimental demonstration of the regeneration of the pharynx of *Allolobophora* from endoderm, in: Biol. Bull., Vol. 2, p. 105—110.
- LANG, A., 1881, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. 3. Das Nervensystem der Cestoden im Allgemeinen und dasjenige der Tetrarhynchen im Besonderen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 5, p. 372—400.
- LEUCKART, R., 1856, Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Giessen. 160 pp.
- , 1879—1886, Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten, Leipzig und Heidelberg, Vol. 1, Abt. 1, 2. Aufl., 1000 pp.
- LOOSS, A., 1892, Über *Amphistomum subclavatum* und seine Entwicklung, in: Festschr. LEUCKART, p. 147—167.
- LUNGWITZ, M., 1895, *Taenia ovilla*, ihr anatomischer Bau und die Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane, in: Arch. wiss. prakt. Thierheilkunde, Vol. 21, p. 105—159.
- MINCKERT, W., 1905, Mittheilungen zur Histologie der Cestoden. 1. Über Epithelverhältnisse und Struktur der Körpercuticula, in: Zool. Anz., Vol. 29, p. 401—408.
- MONIEZ, R., 1881, Mémoires sur les Cestodes, in: Trav. Inst. zool. Lille, Vol. 3, 238 pp.
- NIEMIEC, J., 1885, Recherches sur le système nerveux des Taenias, in: Rec. zool. Suisse, Vol. 2, p. 589—648.
- , 1886, Untersuchungen über das Nervensystem der Cestoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 7, p. 1—60.
- NITSCH, H., 1873, Untersuchungen über den Bau der Taenien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 23, p. 181—196.

- PINTNER, TH., 1880, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 3, p. 163—235.
- , 1889, Neue Untersuchungen über den feineren Bau des Cestodenkörpers, *ibid.*, Vol. 8, p. 371—420.
- , 1896, Studien über Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern, 2. Mitth.: Über eine Tetrarhynchenlarve aus dem Magen von *Heptanchus*, nebst Bemerkungen über das Excretions-system verschiedener Cestoden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 105, p. 652—682.
- , 1903, Studien über Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern, *ibid.*, Vol. 112, p. 1—57.
- RIEVEL, H., 1896, Die Regeneration des Vorderdarms und Euddarms bei einigen Anneliden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, p. 289—342.
- RINDFLEISCH, E., 1865, Zur Histologie der Cestoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 1, p. 138—142.
- RÖSSLER, P., 1902, Über den feineren Bau der Cysticerken, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat., p. 423—448.
- SAINT-REMY, G., 1901, Contributions a l'étude du développement des Cestodes, 1. Le développement embryonnaire de *Taenia serrata* GOEZE, in: Arch. Parasitol., Vol. 4, p. 143—156.
- SALENSKY, W., 1874, Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte von *Amphilina*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 24, p. 291—342.
- SANDERS, A., 1870, On an undescribed stage of development of *Tetrarhynchus corollatus*, in: Monthl. microsc. Journ., Vol. 3, p. 72—74.
- SCHAAF, H., 1905, Zur Kenntniss der Kopfanlage der Cysticerken insbesondere des *Cysticercus Taeniae solii*, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat., p. 435—476.
- SCHIEFFERDECKER, P., 1874, Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Taenien, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 8, p. 459—487.
- SCHMIDT, F., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46, p. 155—187.
- SCHNEIDER, A., 1873, Untersuchungen über Plathelminthen, in: Ber. Oberhess. Ges. Natur- und Heilkunde, Vol. 14, p. 69—140.
- SCHNEIDER, K. C., 1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere, Jena.
- SHELDON, LILLIAN, 1888, On the development of *Peripatus novae-zealandiae*, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 28, p. 205—237. 5 pl.
- SOMMER, F. und LANDOIS, L., 1872, Über den Bau der geschlechtsreifen Glieder von *Bothriocephalus latus*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 22, p. 40—99.
- TOWER, W. L., 1896, On the nervous system of Cestodes, in: Zool. Anz., Vol. 19, p. 323—327.

- TOWER, W. L., 1900, The nervous system in the Cestode *Moniezia expansa*, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Anat., p. 359—384.
- TICHOMIROFF, A., 1894, Aus der Entwicklungsgeschichte der Insekten, in: Festschr. LEUCKART, p. 337—346.
- VAULLEGARD, 1895, Métamorphoses et migrations du *Tetrarhynchus ruficollis*, in: Bull. Soc. Linn. Normand., Vol. 8, p. 112—143.
- VIRCHOW, R., 1855, Cellular-Pathologie, in: Arch. path. Anat., Vol. 8, p. 23.
- VOGEL, L., 1888, Über Bau und Entwicklung des *Cysticercus fasciolaris*, Inaug.-Diss., Osterwieck, 31 pp.
- ZERNECKE, E., 1895, Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 9, Anat., p. 92—161.
- ZSCHOKKE, F., 1888, Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes, Genève.
-

Explanation of plates.

All drawings were outlined by the BAUSCH & LOMB camera lucida, and details added with the same magnification. The magnifications given are approximate.

- b* basement membrane
- c, c'* capillaries
- ca* chalk body
- cc, cc'* capillary cells
- cc* a cell of chalk body
- ct* thickening of capillary
- cu* cuticula
- e* wall of excretory duct
- f* flame cell
- h* hook
- h'* primitive hook
- he* cavity of hook
- im* inner sub-cuticular muscle layer
- le* lumen of excretory duct
- lnc* main lateral nerve cord
- m* muscle
- mcy* mass of cytogenic protoplasm
- mf* mass of cytogenic protoplasm giving rise to flame cells
- nb* neuroblast
- nm* neuro-muscular cell
- oc* opening of capillary
- om* outer sub-cuticular muscle layer
- pe* parenchyma cell
- pce* parenchyma cell of excretory duct wall
- pnc* peripheral nerve cord
- po* outer parenchyma layer in which cuticula is developing
- sc, sc_x* sub-cuticular cells

Plate 8.

Fig. 1. A larva with the scolex rudiment just beginning to develop. Only a small portion of liver tissue is shown in this figure. 850:1.

Fig. 2. Chalk body of *Taenia serrata*, with two chalk body cells. 1200:1.

Fig. 3. The same, with one chalk body cell. 1200:1.

Fig. 4. Developing nucleus and nuclear membrane in bladder wall previous to formation of cuticula. 2850:1.

Fig. 5. Nucleus dividing amitotically in bladder wall. Note the developing transverse nuclear membrane. 2100:1.

Fig. 6. A group of developing cells in bladder wall. At x is suggested the common origin of nuclear membrane and nuclear granules. Note the large unstained zone surrounding the central granule. 1200:1.

Fig. 7. Section of bladder wall previous to formation of cuticula. 2850:1.

Fig. 8. Protoplasmic mass from scolex of *Taenia serrata*. 2850:1.

Fig. 9. Developing hook to show separate development of base h . 1000:1.

Fig. 10. Mass of cytogenetic protoplasm from bladder wall, showing developing nuclei. 1200:1.

Fig. 11. Developing cell from larva. 2000:1.

Fig. 12. A group of developing cells in bladder wall. At least one developing flame cell is here shown, x while, x_1 and x_3 may be the rudiments of such cells. 1200:1.

Fig. 13. Bladder wall of young larva showing developing nuclei. x large, lobed nuclear granule, possibly dividing.

Fig. 14. A young larva. 1000:1.

Fig. 15. A section of the wall of the larva represented in Fig. 1. The section is taken from the anterior end at the region marked x . 1000:1.

Fig. 16. The region marked x_1 in Fig. 1, enlarged. 850:1.

Fig. 17. Developing hooks and cuticula. 1000:1.

Plate 9.

Figs. 18, 19, 21, 23, 25, 27—33. Flame cells of larva in different stages of development. 1000:1.

Figs. 20, 22, 26. Flame cells from neck region of *Taenia serrata*, showing nuclei in different stages of condensation. 1200:1.

Fig. 24. Flame cell from *Taenia serrata*. 1000:1.

Fig. 34. Three developing flame cells from *Taenia serrata*. 1000:1.

Fig. 35. Section of excretory duct from neck of larva, showing budding of capillary at x . 1200:1.

Fig. 36. Capillary cell and tube from bladder wall, the latter terminating blindly at either end. 1000:1.

Fig. 37. Two developing flame cells and capillary from bladder wall. 1000:1.

Fig. 38. Portion of excretory ducts from neck of larva, with communicating capillary. The budding of the latter is indicated at *x*. 1000:1.

Fig. 39. Two developing flame cells and capillary cell — *cc* from neck of larva. The excretory duct, *e* is here cut tangentially. 1050:1.

Fig. 40. Four developing flame cells from neck of larva. 1000:1.

Fig. 41. Commencement of excretory duct in bladder wall. Communicating with the rudiment of the duct is a developing capillary into which open two flame cells, one of which is represented only by the tip of its ciliate process and funnel. The capillary cell is also shown. 1000:1.

Fig. 42. Portion of excretory duct in neck of larva, with communicating capillaries and three developing flame cells. 1000:1.

Plate 10.

Fig. 43. Developing neuro-muscular cell from bladder wall. 1200:1.

Fig. 44. Developing muscle from bladder of larva. 1200:1.

Fig. 45. Portion of sub-cuticula from posterior neck region of larva, showing termination of a neuro-muscular cell on two of the sub-cuticular muscles. 1000:1.

Fig. 46. Portion of sub-cuticula of *Taenia serrata*. Note the cell, *x*, which is probably dividing. 1000:1.

Fig. 47. Sub-cuticula of *Taenia serrata*. 1650:1.

Fig. 48. Portion of sub-cuticula of neck of *Taenia serrata*, *x* anastomoses of sub-cuticular and parenchyma cells. 1200:1.

Fig. 49. Portion of sub-cuticula of *Taenia serrata*. Note the anastomoses of sub-cuticular cells; also the mass of cytogenetic protoplasm, *mcj*. 1000:1.

Fig. 50. Section of wall of larva from posterior neck region, showing termination of a neuro-muscular cell on one of the sub-cuticular muscles. 1000:1.

Fig. 51. Section of bladder wall. 1000:1.

Plate 11.

Fig. 52. Enlargement of three cells indicated at x_1 in Fig. 65. 2200:1.

Fig. 53. Enlargement of neuroblast indicated at *x* in Fig. 65. 2200:1.

Fig. 54. Neuron from immature proglottid of *Taenia serrata*. 2850:1.

Fig. 55. Two neurons from main lateral nerve cord in neck of larva. 1000:1.

Fig. 56. Enlargement of cell *nm*, Fig. 58. 2200:1.

Fig. 57. Section of main lateral nerve trunk in neck region of larva, showing lateral branches, *x* branching nerve fibre. From a TOWER preparation. 1200:1.

Fig. 58. Innervation of muscle thru a neuro-muscular cell, from neck of larva. 1000:1.

Fig. 59. Connection between a neuro-muscular cell and a muscle from neck of larva. 2850:1.

Fig. 60. A group of cells including a neuron *x*, and four parenchyma cells from the periphery of a main lateral nerve trunk of *Taenia serrata*. 1100:1.

Fig. 61. Section of main lateral nerve cord in neck of larva, showing one of the cord neurons. 1200:1.

Fig. 62. Part of Fig. 63 enlarged. 2850:1.

Fig. 63. Developing lateral cephalic ganglion from scolex of larva. The stage of development here shown is considerably older than that shown in Fig. 65. *x* denser protoplasmic region in a neuroblast, possibly a developing nucleus. *x*₁ neuroblast with small unstained area. 1000:1.

Fig. 64. Three neurons from lateral cephalic ganglion of *Taenia serrata*. The different nuclear pictures presented by each cell are of interest. In *x* the nucleus fills nearly the entire cell. In *x*₁ is a similar mass of nuclear matter, presumably about to separate from the parent cell. 1100:1.

Fig. 65. Lateral cephalic ganglion in an early stage of development. 1000:1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Embryonalentwicklung des Leberegels (*Fasciola hepatica*).

Von

Wilhelm Ortmann.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 12–14.

Einleitung.

Vorliegende Untersuchungen über die Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* galten besonders der Klärung der noch immer offenen Frage nach der Herkunft der Hüllmembran, eines larvalen Organs, das vielen Plathelminthen zukommt. Die in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten über die Entwicklung verschiedener Turbellarien und Trematoden rückten die Frage neuerdings wieder in den Vordergrund und ließen ihre genaue Untersuchung sehr wünschenswert erscheinen. Auch sind unsere Kenntnisse über die Embryonalentwicklung der digenetischen Trematoden im ganzen noch recht lückenhaft, sodaß ihre Untersuchung schon aus diesem Grunde geboten erscheint.

Methoden.

Die aus Schafsgallenblasen entnommenen Eier wurden in physiologische Kochsalzlösung gebracht und entwickelten sich hier im Frühjahr, unter sonst normalen Bedingungen, in etwa 4 Wochen.

Von Konservierungen erwies sich nur die mit HERMANN'Scher Lösung als brauchbar. Andere Mittel ergaben stets völlige Schrumpfung der Eier. Eingebettet wurden die Eier in Nelkenöl-Kollodium, weil die Überführung von Alkohol absolutus in Xylol

oder Chloroform ohne Schrumpfung kaum auszuführen war. Auch die Sprödigkeit der verhältnismäßig dicken Eischale ließ die Nelkenöl-Kollodiummethode geraten erscheinen. Eine Schnittdicke von $3\ \mu$ zeigte sich am vorteilhaftesten für die Untersuchung. Da eine Orientierung der Objekte infolge der Schwärzung durch die Osmiumsäure unmöglich war und andererseits nur ein geringer Teil der Eier sich für die Untersuchung geeignet zeigte, so wurde immer eine große Zahl von Eiern zugleich geschnitten. Gefärbt wurde mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin. Doppelfärbungen mit Bordeauxrot, Lichtgrün, Eosin, Methylblau und Rubinammoniumpikrat lieferten keine brauchbaren Resultate.

Ausgeschlüpfte Miracidien wurden nach dem Verfahren von COE mit Osmiumsäure getötet, 48 Stunden in $2\frac{1}{2}\%$ ige Silbernitratlösung gebracht und in der Sonne differenziert.

I. Die ersten Stadien der Entwicklung.

Über die Miracidienentwicklung bot bis in die letzten Jahre die Arbeit SCHAUINSLAND's über verschiedene digenetische Trematoden die einzige genauere Quelle. Über die ersten Entwicklungsstadien besitzen wir nur wenige kärgliche Mitteilungen von frühern Autoren.

VAN BENEDEN (1870) gibt kurz an, daß aus der Keimzelle ein „Zellenkonglomerat“ entsteht, das den Dotter resorbiert. Aus ihm bildet sich der Embryo, der sich mit Wimpern bedeckt.

ZELLER (für *Diplozoon* und Polystomeen) und WILLEMOES-SUHM (für *Polystomum integerrimum*) stimmen im wesentlichen mit VAN BENEDEN überein und geben als Endresultat der Eifurchungen eine Morula an, aus der der Embryo hervorgeht.

Genaueres finden wir bei ZELLER (1876) über *Polystomum integerrimum*. Vom Macromer werden zunächst zwei Micromere abgeschnürt. In der durch weitere Furchungen entstehenden Morula ist die „Mutterzelle“, das Macromer, im Zentrum noch lange durch seine Größe erkennbar. Wir hören also hier schon von einer epibolischen Gastrulation.

LEUCKART gibt über die Entwicklung des Miracidiums nichts an, sondern beschränkt sich auf eine Beschreibung der ausgebildeten Larve.

SCHAUINSLAND konnte ebenfalls nur die Bildung eines morulaartigen Embryos feststellen. Eine Anlage von Keimblättern hat er

nie gefunden, obwohl sich seine Untersuchungen auf acht verschiedene Formen erstreckten (*Distomum tereticolle*, *D. cygnoides*, *D. cylindraceum*, *D. globiporum*, *D. nodulosum*, *D. naja*, *D. mentulatum*, *Aspidogaster conchicola*).

Erst neuere Arbeiten konnten eine Art Keimblätter bei den Trematoden feststellen.

HALKIN (1901) und GOLDSCHMIDT (1902) fanden bei *Polystomum integerrimum* die Bildung einer epibolischen Gastrula, KATHARINER (1904) eine ebensolche bei *Gyrodactylus elegans*.

Eine andere, recht eigenartige Bildung der Keimblätter gibt GOLDSCHMIDT (1905) für *Zoogonus mirus* an. Bei diesem Trematoden schnürt eine Zelle der zwölfzelligen Morula eine Zelle durch „pericline Teilung“ ab, „die nunmehr das Zentrum des Embryos einnimmt und als primäre Entodermzelle anzusprechen ist“. „Indem diese primäre Entodermzelle sich in zwei hintereinander liegende Zellen teilt, ist die Bildung der primären Keimblätter vollzogen. Ein aus zwei Zellen bestehendes Entoderm wird von einer Schicht kubischer Ectodermzellen umgeben, die sich ihrer Größe und ihrem Bau nach als verschiedenartig erweisen.“

Ein ganz negatives Ergebnis bezüglich einer Gastrulation hatten die Untersuchungen BRESSLAU's (1904) und MATTIESENS (1904) an Turbellarien.

Auch die ersten Furchungen des Eies von *Fasciola hepatica* bieten anscheinend nichts Besonderes. Sie werden deshalb nur kurz beschrieben. Die erste Furchung liefert ein Macromer und ein Micromer (Taf. 12, Fig. 1). Das Macromer schnürt dann ein zweites Micromer ab (Taf. 12, Fig. 2). Die Micromeren beginnen ebenfalls sich zu teilen. Alle ihre Abkömmlinge sowie die weiterhin von dem Macromer abgeschnürten Zellen liegen dem letztern unmittelbar an. Es entsteht eine einfache Zellschicht, die sich immer weiter um das Macromer herumschiebt und es schließlich fast ganz einschließt. Nur an einer Stelle bleibt eine Lücke in dieser Zellschicht, sodaß das zentrale Macromer an dieser Stelle freiliegt (Taf. 12, Fig. 3a und b). Wir dürfen diesen Vorgang wohl als epibolische Gastrulation bezeichnen. Das nur aus einer Zelle bestehende Entoderm ist von einem einschichtigen Ectoderm umschlossen. Zellgrenzen sind meist nicht erkennbar. Aus der primären Entodermzelle geht nun durch weitere Teilung ein mehrzelliges Entoderm hervor, während die Lücke im Ectoderm, der Blastoporus, vorläufig noch erhalten bleibt (Taf. 12, Fig. 4, 5, 6). Als Resultat dieser Vorgänge erhalten wir

also ein Stadium ähnlich dem von GOLDSCHMIDT für *Zoogonus mirus* beschriebenen, wenn auch seine Bildung eine andere ist.

II. Die Hüllmembranbildung.

Da die nächsten Veränderungen am Embryo in engster Beziehung zur Bildung der Hüllmembran stehen, so gehen wir zu ihrer Besprechung über. Die Hüllmembran stellt eine äußerst feine, zellige osmotische Membran dar, die in ältern Stadien Dotter und Embryo umgibt und der äußern Peripherie der Dottermasse aufliegt. Die ersten Mitteilungen über die Hüllmembran sind kurze Angaben, die sich bei NORDMANN (1832), CREPLIN (1837) und VAN BENEDEN (1861) finden. Sie stellen lediglich die Beobachtung einer sehr zarten, glashellen Hülle in der erwähnten Lage fest.

Die erste Schilderung ihrer Entwicklung gibt SCHAUINSLAND (1883). Der Vollständigkeit der Beobachtung wegen kommt hier nur die Beschreibung für *Distomum tereticolle* in Betracht. Bei den übrigen von SCHAUINSLAND untersuchten Formen war ihre Entwicklung nicht mit Sicherheit zu verfolgen. Bei *Distomum tereticolle* wölbt sich am undifferenzierten Embryo eine Embryonalzelle „kalottenförmig“ über den Deckelpol des Embryos, teilt sich dann in zwei Zellen, deren Plasma unter Degeneration der Kerne sich flächenhaft zu einer dünnen Membran ausdehnt, die den Embryo in der einen Hälfte umfaßt. Sodann umwächst sie, indem weitere Embryonalzellen in ihre Bildung mit eingehen, auch den Dotter und schließt so den ganzen Eiinhalt ein. Diese für die Trematoden bis dahin unbestrittene Darstellung erschien durch BRESSLAU's Befunde an rhabdocölen Turbellarien in einem andern Lichte. Für *Mesostomum ehrenbergi* weist BRESSLAU nach, daß die Hüllmembran aus Dotterzellen gebildet wird, indem einige erhaltene Dotterzellen unter Abgabe des Dottermaterials an das Syncytium an die Peripherie wandern und dort später die Hüllmembran bilden. Dasselbe Verhalten der Dotterzellen beschreibt er für *Mesostomum lingua* und *Mesostomum productum*, ohne daß es freilich bei ihnen zur Ausbildung einer Hüllmembran kommt. Daraus glaubt BRESSLAU schließen zu dürfen, auch bei Trematoden und Cestoden müßten, der phylogenetischen Verwandtschaft entsprechend, die gleichen ontogenetischen Verhältnisse herrschen, obwohl er deren Hüllmembran derjenigen der Turbellarien physiologisch nicht gleichwertig setzt. Darum glaubt er

die SCHAUINSLAND'schen Angaben für eine Täuschung halten zu müssen und nimmt sogar dessen Zeichnungen für seine Auffassung in Anspruch. Diese Meinung gewann an Wahrscheinlichkeit durch die „Vorläufige Mitteilung“ GOLDSCHMIDT's über die Untersuchungen an einem digenetischen Trematoden, *Zoogonus mirus* (1902). Infolge besonders günstiger Verhältnisse — der Kokon dieses Trematoden setzt sich nur aus der Eizelle und zwei Dotterzellen zusammen — konnte er mit Sicherheit nachweisen, daß die Hüllmembran von jenen beiden Dotterzellen abstammt. In der 1905 erschienenen Arbeit gibt GOLDSCHMIDT dann an, daß eine der ersten drei Furchungszellen ebenfalls an der Bildung der Hüllmembran teilnimmt. Infolgedessen scheinen mir die GOLDSCHMIDT'schen Resultate keineswegs eine Bestätigung der Ansicht BRESSLAU's. Vielmehr stehen die für *Zoogonus* gefundenen Verhältnisse in der Mitte zwischen denen von *Mesostomum ehrenbergi* und *Distomum tereticolle*. Während die Abstammung der Hüllmembran für Turbellarien aus Dotterzellen, für Trematoden aus Embryonalzellen festgestellt wurde, finden wir bei *Zoogonus* beide Zellarten an der Hüllmembranbildung beteiligt. Daß bei *Zoogonus* die Bildung von Dotterzellen ausgeht und erst nachträglich die Embryonalzelle sich beteiligt, scheint mir nicht von ausschlaggebender Bedeutung. Weiterhin sind, was SCHUBMANN betont hat, die Unterschiede in den Verhältnissen von *Zoogonus mirus* und den übrigen von den genannten Autoren untersuchten Trematoden, speziell *Fasciola hepatica*, ganz bedeutende. Der Auffassung SCHUBMANN's, der die Hülle bei *Zoogonus mirus* als einen Schalenersatz für das unbeschaltete Ei hält, kann ich mich allerdings nicht anschließen. Die Hüllmembran des *Zoogonus* hat wohl dieselbe Funktion wie die der übrigen Trematoden. Die beiden Dotterzellen werden nicht wie sonst diese Zellen als Nährdotter verwendet, da der Embryo seine Nahrung unmittelbar aus dem Uterus bezieht. Infolge dieser Ernährungsweise braucht der Embryo schon früh eine osmotische Membran, früher vielleicht, als er von eignen Zellen eine solche liefern kann. Bei solchen Verhältnissen könnte sehr wohl eine morphologisch verschiedene Anlage ein physiologisch gleichwertiges Organ liefern. Für diese Auffassung spricht auch die Natur der Dotterzellen. GOLDSCHMIDT gibt selbst zu, daß die Bezeichnung Dotterstock für das die Dotterzellen bildende Organ gar nicht paßt, indem „die kleinen, polygonalen Zellen mit den chromatinreichen Kernen, die dieses Organ zusammensetzen, keine Spur von Dottersubstanz enthalten.“ Die Dotterzellen haben also

lediglich die Aufgabe, den Eifollikel zu bilden. Da sie eine recht beträchtliche Größe haben, so würden sie vollauf genügen, um die erforderliche osmotische Membran zu bilden. Selbst als Schalenersatz würden sie kaum eines weitem Zuwachses bedürfen. Dennoch sehen wir, daß eine der drei ersten Embryonalzellen am Aufbau der Hüllmembran teilnimmt. Ich möchte deshalb annehmen, daß dieser Vorgang auf phylogenetisch veränderte Verhältnisse hinweist. *Zoogonus mirus* stammt von einer Form mit beschalteten Eiern und echten Dotterzellen, bei der die Hüllmembran von den Embryonalzellen geliefert wurde. Die vorher außerhalb des Muttertieres erfolgende Embryonalentwicklung wurde in den Uterus zurückverlegt und damit die Schale überflüssig gemacht. Die Schale wurde also rückgebildet. Mit der Schale konnten auch die Dotterzellen als Nährzellen rudimentär werden, da der Embryo die Nahrung unmittelbar aus dem Uterus beziehen konnte. Da aber die osmotische Membran nun früher nötig wurde, so mußten die frühern Nährdotterzellen als Follikelbildner fungieren. Dementsprechend wurden sie in ihrer Morphologie umgebildet und der neuen Aufgabe angepaßt. Die Teilnahme einer Embryonalzelle am Aufbau der Hüllmembran ist eine phylogenetische Reminiscenz.

Die GOLDSCHMIDT'schen Resultate sind also nicht ohne weiteres geeignet, die Richtigkeit der SCHAUINSLAND'schen Ergebnisse in Zweifel zu ziehen. Dazu kommt, daß nach Untersuchungen von MATTIESEN an Süßwasser-Dendrocölen (1904) innerhalb der Turbellarien bezüglich der Hüllmembranbildung weit größere Differenzen herrschen als zwischen *Zoogonus* und den von SCHAUINSLAND untersuchten Trematoden, da MATTIESEN sein „erstes Ectoderm“, das der Lage, Gestalt und Funktion nach entschieden der Hüllmembran entspricht, aus Embryonalzellen hervorgehen sah. Merkwürdigerweise tut aber MATTIESEN dieser Beziehung keine Erwähnung. Ich muß deshalb auf die Bildung seines „ersten Ectoderms“ näher eingehen.

Bei *Planaria torva* stellt das Stadium von etwa 55 Blastomeren einen kugligen Zellenhaufen dar, der inmitten des Dottersyncytiums liegt. Innerhalb des Syncytiums finden sich noch zahlreiche Dotterkerne, die sogar noch Teilungen aufweisen. „Einige wenige Blastomeren trennen sich von diesem zentralen Haufen und zerstreuen sich im Syncytium. Die übrigen rücken in einem dichten, länglichen Haufen an eine zuvor durch nichts kenntliche Stelle der Peripherie der Syncytiumkugel. — Während der Blastomerenhaufen an der Peripherie anlangt, beginnt an mehreren Stellen der Oberfläche

gleichzeitig, zunächst aber stets auch in der Umgebung der Pharynxanlage, die Bildung des Ectoderms aus einigen der zerstreut umherirrenden Blastomeren. Ich will für letztere Zellen die von HALLEZ herstammende, sehr zutreffende Benennung „Wanderzellen“ (*Cellules migratrices*) annehmen. Einige wenige dieser Zellen rücken an die Oberfläche, wo sie sich zum außerordentlich dünnen, embryonalen Ectodermhäutchen abplatteten. Auch meine Vorgänger schildern in der Weise die Ectodermbildung, wobei freilich in Betracht zu ziehen ist, daß IJIMA, der ja den Syncytiumkernen einen embryonalen Ursprung zuschreibt, annimmt, die Ectodermzellen gingen aus umgewandelten Syncytiumkernen hervor, welche Protoplasma als Zellleib um sich anziehen. — Ich bin der Ansicht, daß diese außerordentlich flach ausgebreiteten Ectodermzellen sich nicht mehr durch Teilung vermehren können, und zwar schließe ich dieses aus einer eigentümlichen Degeneration des Kernes. — Die feine Granulierung des Kernes verschwindet, während derselbe sich immer mehr abplattet und seine Grenze zum Plasma zu verliert. Das Kernkörperchen bleibt noch längere Zeit sichtbar, verändert dann auch seine Gestalt, bis schließlich der ganze Kern bloß noch als vollständig homogene Verdickung der dünnen Ectodermmembran erscheint. — Hiermit würde übereinstimmen, daß, wie ich beobachtet habe, auch noch in weiter vorgeschrittenen Stadien stets neue Ectodermzellen durch Abplattung von Wanderzellen sich bilden, und schließlich, wie ich später beschreiben werde, dieses ganze, wohl nur provisorische Ectodermhäutchen durch ein neues lebenskräftiges Ectoderm ersetzt wird.“

Diese Schilderung stellt im Prinzip die Vorgänge so dar, wie ich sie bei der Hüllmembranbildung des Embryos von *Fasciola hepatica* fand. Einen absoluten Beweis für die embryonale Abstammung der Wanderzellen bilden die Zeichnungen MATTIESEN's freilich meines Erachtens nicht. Doch sind die in ihnen dargestellten Wanderzellkerne von den Dotterkernen so grundverschieden, daß man ein Hervorgehen der erstern aus den letztern nicht leicht annehmen kann. Andererseits stimmen sie im Bau nach MATTIESEN's Zeichnungen mit denen der Embryonalzellen auffallend überein.

Die Berechtigung, das „erste Ectoderm“ der *Planaria torva* als ein der Trematodenhüllmembran homologes Gebilde aufzufassen, wird man nach meinen Befunden, zu denen ich jetzt übergehe, kaum bestreiten.

Wir hatten gesehen, wie der Embryo durch epibolische Gastru-

lation einen mehrzelligen Entoblast und einen diesen umgebenden einschichtigen Ectoblast bildete. Der Embryo ist allseitig von der Dottermasse eingeschlossen. Die Dotterzellen waren schon vor der ersten Furchungsteilung in vacuoliger Degeneration begriffen (Taf. 12, Fig. 2). Ihre Zellgrenzen bleiben dagegen meist noch sehr lange erhalten. Ein Teil der Dotterkerne behält fast während der ganzen Entwicklung sein Aussehen. Die Zahl dieser erhaltenen Dotterzellkerne schwankt außerordentlich. Sie entsprechen in der Größe den Embryonalzellen des später auftretenden undifferenzierten Stadiums sind sehr chromatinreich und unterscheiden sich in der Färbung stets auffallend von den Embryonalzellen (Taf. 12, Fig. 2 u. 11 *Dk*). Das vacuolisierte Plasma ist stark von Dottertröpfchen durchsetzt. Von dem ihnen früher angehörigen Plasma scheinen die Dotterkerne unabhängig geworden zu sein. Wenigstens kann man kein bestimmtes Lagerungsverhältnis zwischen beiden feststellen.

Am zweischichtigen Embryo sieht man aus der äußern Schicht Zellen nach außen rücken und sich, alternierend mit den Zellen des Ectoblasts, diesem auflagern (Taf. 12, Fig. 7 u. 8). Zunächst unterscheiden sie sich von den übrigen Embryonalzellen nicht, nur sind sie meist kleiner (Taf. 12, Fig. 4 *I* u. *II*). Dann sieht man aber ihre Kerne sich vergrößern und unter Chromatindiminution Bläschenform annehmen (Taf. 12, Fig. 4 *III* u. Fig. 9). Zelle und Kern dehnen sich tangential am Ectoblast aus und verschmelzen zu einer kontinuierlichen Schicht. Die so entstandene Zellschicht hat nicht lange Bestand. In wenig spätern Stadien haben ihre Zellen sich aus dem Zusammenhange gelöst. Soweit sie sich noch im Konnex mit dem Embryo befinden, ist ihr Plasma stark reduziert. Die übrigen Zellen der Schicht haben den Embryo bereits verlassen und sind in die umgebende Dottermasse gewandert. Auch diese Wanderung scheint rasch vor sich zu gehen. Denn meist findet man die „Wanderzellen“ schon an der äußern Dotterperipherie angelangt. Eine Veränderung ist an ihnen seit ihrer Auswanderung vom Embryo offenbar nicht eingetreten (Taf. 12, Fig. 11, 12). Taf. 12, Fig. 12 zeigt drei Phasen dieser Wanderung: Eine Zelle (*I*) liegt dem Embryo noch an, eine (*II*) hat sich eben abgelöst, die dritte (*III*) ist bereits an der Dotterperipherie angelangt. Taf. 12, Fig. 10 zeigt eine Hüllzelle, die im Begriffe ist, den Embryo zu verlassen. Dafür spricht auch die amöboide und in der Bewegungsrichtung gestreckte Gestalt des Kernes. An der Dotterperipherie angelangt scheinen die Zellen ein Ruhestadium durchzumachen, da man sie hier in den ver-

schiedensten Entwicklungsstadien des Embryos unverändert liegen sieht. Dann beginnen sie sich an der Außenperipherie auszudehnen. Zunächst ist es der in der Peripherie des Dotters liegende Teil der Zelle, der sich auf der Dotteroberfläche ausdehnt, wie es Taf. 12, Fig. 13 zeigt. Das Plasma wächst als dünne Membran auf der Oberfläche des Dotters aus. Der noch in den Dotter hineinragende Teil der Hüllzelle wird allmählich auch in die Ausbreitung mit hineingezogen, wie es Taf. 12, Fig. 14, 15 zeigen. Der Kern wächst unter Abflachung in tangentialer Richtung bis zu ganz dünner Scheibenform (Taf. 12, Fig. 16). Die abgeflachten Kerne verlieren endlich ihre Struktur, degenerieren vollkommen und bilden schließlich nur noch eine Verdickung der homogenen Hüllmembran (Taf. 14, Fig. 29 *Hm*). Gewöhnlich sah ich die Bildung ausgehen von zwei Hüllzellen, die an einem Pol dicht zusammenlagen. Wie man später sieht, ist es der Pol, der dem später gebildeten Rostellum entspricht. Taf. 12, Fig. 14 zeigt die beiden Hüllzellen, die bereits begonnen haben sich auszubreiten. Auch die Kerne sind schon in Abflachung begriffen. Mit der zunehmenden Ausbreitung rücken die beiden Kerne auseinander (Taf. 12, Fig. 15), sodaß sie später symmetrisch zu beiden Seiten des Rostellums liegen (Taf. 12, Fig. 16). Ob sich daraus eine Beziehung zu der gleichen Lagerung der beiden „kalottenförmigen Zellen“ bei *Distomum tereticolle* herleiten läßt, steht dahin, weil dort die Hüllzellen dem Embryo angelagert bleiben, bei *Fasciola hepatica* dagegen durch den Dotter von ihm getrennt sind.

Dies die Deutung, die ich meinen Befunden gebe. Daß ich keinen apodiktischen Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung erbracht habe, weiß ich sehr wohl. Aber ein solcher scheint bei den hier vorliegenden Verhältnissen so gut wie unmöglich. Bei SCHAUINSLAND's Objekt *Distomum tereticolle* lagen die Verhältnisse ganz anders. Der Dotter sammelte sich völlig an einem Pol, dem spätern aboralen, an. Die beiden Zellen dagegen, die die Hüllmembran lieferten, lagen am oralen Pol dem Embryo an. Obwohl nun die Hüllmembran stets auch den Dotter umfaßt, so konnte dennoch hier die Ausbreitung eingeleitet werden, ohne daß die Hüllzellen den Konnex mit dem Embryo aufzugeben brauchten. Es ließ sich also eine lückenlose Entwicklung von Embryonalzellen zur Hüllmembran nachweisen. Anders bei *Fasciola hepatica*. Hier sehen wir Zellen dem Embryo angelagert, wir sehen solche, die offenbar in Ablösung begriffen sind (Taf. 12, Fig. 10), andere liegen im Dotter (Taf. 12, Fig. 12), wieder andere an der äußern Dotterperipherie, un-

verändert (Taf. 12, Fig. 9b, 11) oder in Ausbreitung (Taf. 12, Fig. 13 bis 16). Das Wesentliche, was eine absolute Gewißheit über die Herkunft der Hüllzellen ausschließt, ist der Umstand, daß die Ausbreitung der Hüllzellen erst dann stattfindet, wenn sie die äußere Dotterperipherie erreicht haben, wenn sie also den Konnex mit dem Embryo aufgegeben haben. Man kann mir also stets einwenden, daß es zweifelhaft ist, ob die vom Embryo sich loslösenden Zellen wirklich später die Hüllmembran liefern, also identisch sind mit denen, die wir in spätern Stadien in Ausbreitung finden. Es könnte sogar die Möglichkeit behauptet werden, daß Dotterzellen an den Embryo heranwanderten, ihm anliegend, vielleicht unter seiner Einwirkung, eine gänzliche Umgestaltung ihrer Struktur erfahren und dann wieder den Embryo verlassen, um zur Dotterperipherie zu wandern und die Hüllmembran zu liefern.

Demgegenüber muß ich zunächst die Gewißheit dartun, daß die Hüllzellen von jener äußersten Zellschicht des Embryos stammen, wie ich sie vorher beschrieb. Dafür spricht zunächst die völlige Übereinstimmung in der Kernstruktur ihrer Zellen und der der Hüllzellen (Taf. 12, Fig. 9a u. 9b). Beides sind helle Bläschenkerne mit stark reduziertem Chromatin und einem großen, meist wenig tingierten Nucleolus im Gegensatz sowohl zu den chromatinreichen Embryonalkernen wie auch vor allem zu den ganz andersartigen Dotterkernen. Ein Blick auf Taf. 12, Fig. 11 zeigt diesen letztern Unterschied zur Genüge. Noch überzeugender ist Taf. 12, Fig. 9a. Die äußerste Schicht von vier Zellen weist eine Lücke auf. Dieser Lücke entspricht genau eine Zelle, die bereits an die Dotterperipherie gewandert ist und auf dem folgenden Schnitt (Taf. 12, Fig. 9b *H_z*) liegt. Daß sie aus dieser Lücke stammt, unterliegt wohl kaum einem Zweifel, da sie in der Kernstruktur vollständig mit den Zellen jener äußersten Schicht übereinstimmt. Dazu kommt, daß man vor der Bildung jener äußersten Zellschicht keine Hüllzellen im Dotter antrifft. Dagegen ist das Auftreten von Lücken und das gänzliche Verschwinden der Zellschicht stets vom Auftreten von Hüllzellen im Dotter begleitet. Auch wüßte ich nicht, wie anders das Verschwinden jener Zellschicht zu erklären wäre. Man findet in einem spätern Entwicklungsstadium im Embryo keine Zellen mehr mit derartigen Kernen. Erst geraume Zeit später werden genau ebensolche Kerne ausgebildet, die Kerne der definitiven Epidermiszellen. Ein unmittelbarer Übergang jener äußersten Zellschicht in die Epidermis findet also nicht statt. Jene Zellen würden also

— falls man die spätere Epidermis von ihnen ableiten wollte — zunächst eine von den übrigen Embryonalzellen gänzlich verschiedene Struktur annehmen, dann wieder diese Struktur völlig verlieren und die Form der übrigen Embryonalzellen annehmen, um dann wiederum in jene Form mit Bläschenkernen sich umzuwandeln, die sie vorher aufgegeben hatten. Ein solcher dreifacher Weg dürfte wohl kaum anzunehmen sein.

Die Wahrscheinlichkeit der Abstammung der Hüllzellen von jener Zellschicht dürfte hiermit ziemlich begründet erscheinen. Es wäre nun noch dem Einwurf zu begegnen, daß jene äußerste Zellschicht von Dotterzellen gebildet sein könnte. Dagegen spricht zunächst der Umstand, daß ich Übergänge von den Dotterkernen zu den Hüllzellkernen nie fand, und nie waren Dotterkerne dem Embryo angelagert. Zwar weisen die Dotterkerne hier und da etwas differente Struktur und Helligkeit auf, doch sind sie ohne weiteres als solche zu erkennen. Selbst wenn ich von den Bildern absehe, die das Hervorgehen der äußersten Zellschicht aus dem Ectoblast bezeugen, so wäre es doch eine gewagte Vermutung, anzunehmen, die völlig zerstreuten Dotterzellen würden sich dem Embryo in einer so regelmäßigen, einem Keimblatt auffallend ähnlichen Schicht anlegen, ihn dann später wieder einzeln verlassen und erst wieder in der Hüllmembran sich zu gemeinsamer Schicht zusammenschließen.

Hiermit glaube ich die embryonale Herkunft der Hüllmembran so gut begründet zu haben, wie es für das vorliegende Objekt möglich ist, wo ein apodiktischer Beweis infolge der angegebenen Ungunst der Verhältnisse unmöglich ist. Es wäre gewiß sehr wünschenswert und für die Klärung dieser Frage förderlich, wenn andere für die Entscheidung günstigere Distomen daraufhin von neuem untersucht würden und die Ergebnisse mit den von mir gewonnenen verglichen werden könnten.

Eine der Hüllmembranbildung analoge Entstehung fand ROSSBACH für die „primäre Cuticula“ der Redien. Wie bei dem Ei von *Distomum tereticolle* fand er den die Redie liefernden Keimballen von zwei uhrglasförmigen Zellen überwölbt, die aber an gegenüberliegenden Polen gelagert sind. Auch ich sah an den Keimballen des Miracidiums solche Zellen, wage aber nicht, wie ROSSBACH, sie ohne weiteres für Zellen des Keimballens zu erklären, da ich sie bereits dem zweizelligen Keimballen aufsitzend fand (Taf. 14, Fig. 35). Ihre Umbildung zur Cuticula beobachtete ich auch nicht. Stellen

sie wirklich Blastomere des Keimballens dar, so entspricht die aus ihnen hervorgehende Cuticula sicherlich der Hüllmembran des Miracidiums. Die Ähnlichkeit der Bildung spricht für eine solche Homologie. Die „primäre Cuticula“ würde dann ebenfalls eine osmotische Membran darstellen. Für eine Homologie sprechen auch die weiteren Befunde ROSSBACH'S. Unter dieser „primären Cuticula“ sieht er eine distinkte Zellschicht gebildet werden, deren Kerne sich von den übrigen Embryonalzellen durch ihre Bläschenform unterscheiden. Sie bilden in einfacher Schicht die periphere Bedeckung des Embryos. Aus dieser Schicht leitet ROSSBACH die definitive Cuticula ab, in der ebenfalls die Kerne degenerieren. Wenn eine Analogie in der Entwicklung von Miracidium und Redie angenommen werden darf — was wohl wahrscheinlich ist —, so muß ich mich der ROSSBACH'Schen Auffassung von einer cellulären definitiven Cuticula der Redien anschließen. Redien wie Miracidien bilden also zwei Embryonalhüllen, beide aus Embryonalzellen. Damit ist nun noch keineswegs das Auftreten zweier Ectoderme behauptet, wie dies von anderer Seite angenommen wurde. Fürs Miracidium wenigstens stellt keine der beiden Zellenhüllen ein Keimblatt dar. Bei ihrer Bildung hat das äußere Keimblatt längst seine Deutlichkeit verloren, und keine der beiden Embryonalhüllen darf mit ihm identifiziert werden. Wir können nur annehmen, daß beide Hüllen aus jenem einen Ectoderm stammen. Für die Hüllmembran des Miracidiums habe ich dies gezeigt; für die Epidermis ist, wie gesagt, der Nachweis undurchführbar.

ROSSBACH glaubt seine Resultate an Redien auf den Streit um die Cuticula der geschlechtsreifen Trematoden anwenden zu dürfen. Es stehen sich hier zwei Auffassungen gegenüber. ZIEGLER, SCHWARZE, BIEHRINGER, MONTICELLI u. A. fassen die Hautschicht der Trematoden als metamorphosiertes Epithel auf, dessen Kerne verloren gehen. BRANDES, WALTER, KOWALEWSKY, LOOSS und BLOCHMANN dagegen betrachten die Cuticula als Produkt von Drüsenzellen, die unter der Muskulatur liegen. Da nun ROEWER auch für Cercarien die Abstammung der definitiven Cuticula aus einer zelligen Epidermis nachweist, so haben wir für Miracidien, Redien und Cercarien die Homologie einer epidermalen Hautschicht. Eine gleiche Annahme für die geschlechtsreifen Trematoden besteht also wohl nicht ganz zu Unrecht.

III. Entstehung der Organanlagen.

Aus dem zweischichtigen Embryo geht, wie oben schon gesagt wurde, ein morulaartiger Zellenhaufen hervor, in dem Zellgrenzen nicht nachzuweisen sind. Da der Embryo kaum ein Wachstum erfahren hat, so besteht er jetzt aus verhältnismäßig kleinen Zellen. Jede Keimblätterandeutung ist verwischt. Zwar sind nicht alle Zellen in ihrer Kernstruktur völlig gleich, sondern die Kerne differieren hier und da etwas in Größe und Chromatinreichtum (Taf. 13, Fig. 17). Doch weisen die verschiedenen Zellen anscheinend ein bestimmtes Lageverhältnis zueinander nicht auf, aus der man auf ihre künftige Bedeutung schließen könnte. Die Anordnung der verschiedenen Zellen erscheint bei jedem Embryo als eine andere. Wenn sie wirklich einen Hinweis auf künftige Differenzierungen bildeten, so müßte wohl die Deutlichkeit der speziellen Differenzierung in den zunächst folgenden Entwicklungsstadien zunehmen. Dies geschieht jedoch nicht. Der Embryo wächst unter starker Zellenvermehrung beträchtlich heran, ohne daß jene Differenzen deutlicher werden. Erst wenn er etwa auf die doppelte Größe des in Taf. 13, Fig. 18 dargestellten Stadiums herangewachsen ist, sehen wir bestimmbare Differenzierungen eintreten. Es sind vier Anlagen, bzw. scharf umschriebene Zellenkomplexe, die etwa gleichzeitig deutlich werden. Zunächst sieht man Zellen, die der Peripherie genähert sind, ganz in diese hineinrücken und sich an der Oberfläche des Embryos ausbreiten. Die Kerne nehmen ganz flache Scheibenform an und erscheinen im Schnitt als lange, dünne Spindel, die sich der Oberfläche des Embryos anschmiegt (Taf. 13, Fig. 18 *I*). Dann beginnen sie, sich auch in die Dicke auszudehnen (Taf. 13, Fig. 18 *II*) und werden unter Chromatinverminderung zu großen Bläschenkernen, die in ihrer größern Ausdehnung in tangentialer Richtung gelagert bleiben (Taf. 13, Fig. 18 *III*). Sie gleichen dann auffallend den Kernen der Hüllzellen, wie ich oben schon erwähnte. Das Plasma dieser Zellen, das sich zunächst von dem Plasma der übrigen Embryonalzellen noch nicht sichtbar gesondert hatte, setzt sich allmählich gegen dieses deutlich ab und unterscheidet sich von ihm durch seine hellere Färbung und feinere Granulierung. Die so gebildete Zellschicht umfaßt den ganzen Embryo und erscheint an den Stellen, wo die großen Bläschenkerne liegen, stark nach außen vorgebuchtet (Taf. 13, Fig. 19). Bereits hier treten Wimpern auf, die die Zellschicht dicht bedecken. Zellgrenzen sind vorläufig in ihr

nicht erkennbar. Die Zellschicht stellt die Anlage der Larvenepidermis dar.

Gleichzeitig ist auch im Innern des Embryos eine Differenzierung vor sich gegangen. In der einen Hälfte des Embryos haben sich die Zellen vergrößert und ihre Kerne große Bläschenform angenommen. Bezüglich der Größe der Kerne sind sie recht verschieden, die meisten aber sind größer als die Kerne der Epidermisanlage (Taf. 13, Fig. 18 u. 19 *Kz*). Im wesentlichen stellen sie die Anlage der später sich entwickelnden Keimballen dar.

Die andere vordere Hälfte des Embryos wird dagegen fast ganz von Zellen mit kleinen, länglichen Kernen mit einem Nucleolus und großem Chromatinreichtum eingenommen, wie sie den undifferenzierten Embryo zusammensetzten. Dieser Zellenkomplex entspricht verschiedenen Anlagen, vor allem der Anlage des Nervensystems, aber auch der Augen, Kopfdrüsen und Retractoren des Rostellums (Taf. 13, Fig. 19 *Zk*).

Vor dieser Anlage, ganz am vordern Pol des Embryos, finden wir eine vierte, die Anlage des Darmsystems. Vier Zellen mit Bläschenkernen und eine mit sehr kleinem, chromatinreichem Kern werden nach hinten von einer Zelle mit großem, schalenförmigem Kern umfaßt, der in seiner Querausdehnung fast die halbe Breite des Embryos erreicht (Taf. 13, Fig. 21, 22 *Dep* und *Schk*).

Zellgrenzen sind auch in dieser Anlage nicht festzustellen.

IV. Die Ausbildung der Organe.

A. Ausbildung der Epidermis.

Die definitive Ausgestaltung der Epidermis wird schon hier abgeschlossen, obwohl ihr die ersten Differenzierungen an den übrigen Organen chronologisch vorausgehen, weil die letztern in ihrer Entwicklung teilweise mit ihr in Beziehung treten. In der Anlage bildete die Epidermis eine kontinuierliche, den Embryo umfassende Zellschicht mit großen Bläschenkernen, in der Zellgrenzen nicht erkennbar waren. Die Kerne beginnen nun, sich abzuflachen, und die von ihnen hervorgerufenen Vorwölbungen der Epidermis verschwinden. Gleichzeitig werden die Zellgrenzen außerordentlich deutlich. Die einzelnen Epidermiszellen stellen sich als polygonale Plättchen dar. Die Kerne lagern sich am Hinterrande der Zellen, wachsen in der Transversalebene in die Länge und verästeln sich stark. Die

einzelnen Zellen stoßen nicht unmittelbar aneinander, sondern sind getrennt durch eine zwischen sie tretende, dünne Plasmaleiste der subepidermalen Zellschicht. Aus dieser Isolierung der Epidermiszellen erklärt sich wohl auch ihre gegenseitige Unabhängigkeit. So sah ich am lebenden Miracidium an einer Epidermiszelle die Flimmer-tätigkeit völlig erloschen, während die benachbarte sie noch in unverminderter Energie aufwies.

Die Anordnung der Epidermiszellen fand ich völlig übereinstimmend mit der von CoE gegebenen Schilderung. Ich beschreibe deshalb nur kurz und verweise im übrigen auf jenen Autor.

Die 21 Epidermiszellen des ausgebildeten Miracidiums sind in 5 Querringen geordnet. Der erste, der das später zu besprechende Rostellum umgibt, besteht aus 6 verhältnismäßig kleinen Zellen. Er hebt sich gegenüber den andern Ringen auffallend hervor. Seine Zellen nehmen nach hinten an Dicke außerordentlich zu und besitzen am Hinterrande die doppelte Stärke der an sie grenzenden Zellen des zweiten Ringes, sodaß sie äußerlich weit über die Oberfläche des zweiten Epidermisringes kragenartig hervorstehen (Taf. 14, Fig. 29 u. 38 *I. Epr*). Gegen das Rostellum verjüngen sich die Zellen des ersten Epidermisringes und scheinen bei Präparaten, die mit Eisen-hämatoxylin gefärbt wurden, direkt in die Membran überzugehen, die das Rostellum bedeckt (Taf. 14, Fig. 29, 31, 33, 38). Bei Silber-nitratpräparaten dagegen sieht man deutlich die vordere Grenze des ersten Epidermiszellringes kreisförmig das Rostellum umlaufen, worauf ich bei der Besprechung des letztern noch zurückkomme. Die 6 Zellen stehen symmetrisch zur Sagittalebene, 3 rechts, 3 links.

„Der zweite Ring besteht auch aus sechs Zellen, die mit denen des ersten alternieren. Es sind also drei an der Dorsal- und drei an der Ventralseite vorhanden. Sie sind viel länger, manchmal doppelt so lang wie die des ersten Ringes“ (CoE).

Der dritte Ring besteht nur aus 3 sehr breiten Zellen, die ebenfalls symmetrisch zur Sagittalebene gelagert sind: einer unpaaren dorsalen und zwei paarigen ventralen.

Der vierte Ring wird von 4 besonders langen Zellen gebildet, die symmetrisch, 2 rechts und 2 links, angeordnet sind.

Im fünften Ringe endlich finden wir nur 2 große, laterale Zellen, die sich dorsal und ventral in der Sagittalebene berühren.

Eine weitere Epidermiszelle finden wir vor der Ausbildung des Rostellums am vordern Pol des Embryos (Taf. 13, Fig. 21 *Pz*). Ihr Schicksal soll bei der Rostellumbildung erörtert werden.

Die Anordnung der Wimpern, die den ganzen Embryo bedecken, läßt sich besonders deutlich an tangentialen Flächenschnitten des Embryos erkennen. Wir sehen die Basalkörner, denen die Wimpern aufsitzen, in regelmäßigen Abständen auf Wimperleisten aufsitzen, die sich als, ebenfalls in konstantem Abstand, parallel zueinander längsverlaufende, feine, dunkle Linien darstellen (Taf. 14. Fig. 34a).

B. Die Bildung der Muskulatur.

Schon LEUCKART erkannte die Zusammensetzung des Hautmuskelschlauches aus Längs- und Ringmuskeln, und zwar sollen die Ringmuskeln stärker entwickelt sein als die Längsmuskeln, „wenn auch anzunehmen ist, daß ihr Verhalten im Kopftheil mancherlei Abweichungen darbietet“. LEUCKART nahm also die komplizierten Muskelverhältnisse im Vorderkörper des Embryos an, die er bei seinen Untersuchungen an Totalpräparaten begreiflicherweise nicht erkennen konnte.

Auch über die Entstehung der Muskulatur spricht LEUCKART eine Vermutung aus. Er sagt über die Redien: „Auf diese“ (— die beiden Muskelschichten —) „folgt nach innen sodann, die Leibeshäute vervollständigend, eine Lage großer Kernzellen, die für gewöhnlich eine feinkörnige Beschaffenheit haben, unter Umständen aber auch mehr blasenartig sich auftreiben. Sie vertreten offenbar die anscheinend strukturlose Substanzlage, welche wir in der Körperwand der Embryonen vorfanden, und stehen mit aufliegenden Fibrillen vielleicht in ähnlicher Beziehung, wie wir das durch die Gebrüder HERTWIG u. A. für die Ausläufer der sog. Neuromuskeln kennen gelernt haben.“

Ich gehe zu meinen eignen Befunden über. Bald nach der Bildung der Organanlagen legt sich eine Anzahl von Zellen mit abgeflachten Bläschenkernen innen der Epidermis an und bildet hier einen geschlossenen Belag derselben, wie LEUCKART es für die Redien angibt. Während früher die Zellen innerhalb der sich differenzierenden Epidermis scheinbar ein einziges Syncytium gebildet hatten, haben sich jetzt die übrigen Zellen des Innenkörpers deutlich von der neugebildeten Wandschicht getrennt.

Die wandständige Zellschicht ist an den Stellen, wo die Kerne in ihr liegen, „blasenförmig“ aufgetrieben und zeigt infolgedessen ein wellenförmiges Aussehen. Zwei besonders große, längliche Kerne findet man in ihr regelmäßig, symmetrisch rechts und links, etwa an der Grenze zwischen dem großen Zellenkomplex des

Vorderkörpers und dem Keimzellenbezirk. Es sind dieselben, die SCHUBMANN als Excretionsorgane bezeichnet. Mit dem Flimmertrichter haben sie nach meinen Wahrnehmungen nichts zu tun. höchstens ist die Möglichkeit einer Beziehung zum Excretionskanal vorhanden.

Die innere Wandschicht ist offenbar dasselbe, was LEUCKART die „strukturlose Substanzlage in der Körperwand der Embryonen“ nennt, aber infolge der Ungunst des Objekts nicht erkennen konnte. Auch ich sah am lebenden Objekt die subepidermale Zellschicht aufs deutlichste, da sie sich durch ihr auffallend großes Lichtbrechungsvermögen von allen übrigen Teilen des Embryos scharf abhebt. Offenbar ist es diese Zellschicht, die auf ihrer Oberfläche die äußere Ringmuskulatur und die innere Längsmuskelschicht differenziert.

Beide Muskelschichten stellen je eine Schicht von Muskelfibrillen dar. Auf Längsschnitten sehen wir die Ringmuskulatur als feine, in regelmäßigen Abständen der Epidermis innen dicht anliegende, dunkle Punkte, die im Kopfteil an Stärke bedeutend zunehmen (Taf. 14, Fig. 29, 30, 31, 32, 33, 38 *Rm*). Auch am lebenden Miracidium sind die Ringmuskeln deutlich sichtbar. Die Längsmuskulatur stellt sich auf Längsschnitten als feine, dunkle Linie dar, die innerhalb der Ringmuskulatur, dicht neben ihr, verläuft. Auf tangentialen Flächenschnitten sehen wir auch die Ringmuskulatur in Fläche, und zwar ebenfalls als feine dunkle Linien, die in jenen regelmäßigen Abständen, parallel zueinander, den Embryo umlaufen (Taf. 14, Fig. 34b). Die von BUGGE für die Cercarien angegebene Querstreifung, die ROSSBACH an Redien nicht finden konnte, vermochte auch ich nicht festzustellen. Sollte sie wirklich vorhanden sein, so dürfte sie fürs Miracidium, in Anbetracht der außerordentlichen Feinheit, wohl kaum gefunden werden können.

C. Die Entwicklung des Nervensystems und der Augen.

In dem großen, kugligen Zellenkomplex des Vorderkörpers beobachten wir zunächst die Ausbildung des Gehirns und der beiden Lateralnerven. Im Innern der Zellenkugel differenziert sich das Plasma der Zellen zur Fasermasse, die zuerst in einzelnen Strängen auftritt. Die zugehörigen Kerne liegen zunächst noch mitten in ihnen (Taf. 13, Fig. 20 *Fm*). Dann aber lagern sich die Gehirnzellen anscheinend so, daß die Fasermasse zentral, die Kerne peripher sich anordnen. Denn beim ausgebildeten Gehirn sehen wir die etwa

kuglige Fasermasse von einer meist doppelten Schicht der kleinen, chromatinreichen Kerne eingeschlossen (Taf. 13, Fig. 21, 23). Offenbar stellen diese, wenigstens zum Teil, die Kerne der Ganglienzellen dar, deren Plasma sich zur Fasermasse des Ganglions differenziert hat. Genauere Beobachtungen über die Einzelheiten dieser Differenzierungen verhinderte die Unmöglichkeit, Zellgrenzen an den Ganglionzellen festzustellen. Schon während der ersten Differenzierungen im Ganglion werden die beiden Lateralnerven gebildet. Sie stellen zwei verhältnismäßig dicke und sehr deutliche Stränge dar, die seitlich hinter der Mitte aus der zentralen Fasermasse hervortreten und zur Leibeswand hinziehen. Sie stellen die erste Andeutung der Bilateralität dar (Taf. 14, Fig. 30 *Ln*).

Eine scharfe Begrenzung des Gehirns ließ sich leider nicht ziehen, da nicht zu entscheiden war, wieweit die Fasermasse umgebenden Kerne dem Gehirn angehören und wieweit solchen Zellen, die in der Entwicklung eine andere prospektive Bedeutung haben. Weder in der Lagerung noch in der Struktur zeichnen sich irgendwelche Kerne vor den andern aus. Sie bilden nach außen eine scharf umschriebene Kugelfläche, sodaß man versucht ist, sie insgesamt demselben Organ, dem Ganglion, zuzuschreiben.

Dem widerspricht aber die spätere Bildung der Augen sowie der Retractoren und der Kopfdrüsen aus Zellen des Vorderkörpers. Da wir nun im Vorderkörper außer den vorher beschriebenen Zellen nur noch die Zellen der Darmanlage haben, so müssen wir annehmen, daß in dem kugligen Gebilde, dem das Ganglion angehört, auch noch Zellen liegen, die sich zunächst von den Ganglionzellen bezüglich ihrer Kernstruktur nicht unterscheiden, später aber sich anders differenzieren und andere Organe liefern, und zwar zunächst die Augen.

Dorsal in einer tiefen Einbuchtung des Ganglions, die bis in die Fasermasse sich erstreckt, treten 2 Zellen auf, deren längliche Bläschenkerne dicht aneinander geschmiegt sind. Zellgrenzen sind vorläufig an ihnen nicht erkennbar (Taf. 13, Fig. 23 *Pbz*). Es handelt sich um die beiden Zellen, die die Pigmentbecher der Augen bilden. Die für sie naheliegende Herleitung vom Ectoderm ist hier nicht nachzuweisen, da sich zwischen das Keimblätterstadium und die Organanlage das äußerlich undifferenzierte Stadium einschiebt, in welchem jede Andeutung der Keimblätter verschwindet. Wir müssen also wohl annehmen, daß die beiden Zellen, wie schon oben gesagt wurde, aus jenen Zellen stammen, deren Kerne wir um die

Fasermasse des Ganglions gelagert fanden, die also verschiedene Bedeutung haben.

Die Berührungsebene der beiden Zellen fällt mit der Sagittalebene des Embryos zusammen. Die Zellgrenzen werden erst bei der Pigmentbildung deutlich.

Die beiden Kerne liegen, wenn die Zellen zur Pigmentbildung schreiten, im hintern Teile der Zellen der Zellgrenze dicht an und nehmen Schalenform an, die konkave Seite nach vorn gerichtet. Die in den Zellen nun auftretenden Pigmentkörner bilden je eine halbkuglige Fläche, die sich nach hinten der konkaven Fläche des Kernes, nach innen der der andern Pigmentbecherzelle zugekehrten Zellgrenze anschmiegt. Die Öffnung des so gebildeten Pigmentbechers ist also schief nach vorn gerichtet (Taf. 14, Fig. 31). Die Pigmentkörner sind in einer einzigen Schicht streng regelmäßig in parallelen Reihen geordnet (Taf. 13, Fig. 24). Die gesamten Pigmentkörner werden gleichzeitig gebildet, stellen anfangs gelbliche, später dunkelbraune, stark lichtbrechende, kleine Kugeln dar. Die Zellgrenzen umlaufen in scharfer Kontur den Kern, greifen vorn um den Rand des Pigmentbechers herum und schmiegen sich der konkaven Fläche des Pigmentbechers an (Taf. 14, Fig. 32). Die Pigmentbildung scheint mit völligem Verbrauch des Plasmas und beträchtlicher Verkleinerung der Kerne der Pigmentbecherzellen verbunden zu sein, denn ich finde die Kerne am ausgebildeten Auge stark verkleinert und von der Zellgrenze durch ein vollkommen freies Lumen getrennt. Die Kerne erfahren weiterhin keine Veränderung mehr, sondern bleiben unverändert am hintern Rande des Pigmentbechers liegen. Am lebenden Miracidium sind sie aufs deutlichste zu beobachten und zeichnen sich durch ihr besonders starkes Lichtbrechungsvermögen aus.

Die Zellgrenzen auf den konvexen Becherseiten sind am vordern Rande des Bechers bis über dessen Mitte dicht aneinander geschmiegt (Taf. 14, Fig. 31), sodaß die Pigmentbecher, die der Zellgrenze hier dicht anliegen, unmittelbar aneinander gerückt sind. In ihrem hintern Teile sind die Pigmentbecher durch die ihnen anliegenden Kerne etwas abgeplattet. Im Schnitt biegt dieser Teil ziemlich scharf im rechten Winkel zur Seite.

Mittlerweile sind vor jedem Pigmentbecher 3 Zellen mit länglichen, zylindrischen, chromatinreichen Kernen aufgetreten, die meist parallel und auf die Becheröffnung hin gerichtet sind (Taf. 14, Fig. 31 Sz.). Sie stammen offenbar auch aus dem oben beschriebenen

großen Zellenkomplex des Vorderkörpers, wenn ich auch ihr Heraus-treten aus ihnen nicht beobachten konnte. Nach HESSE haben wir es mit den Sehzellen des Auges zu tun. Gleichzeitig sehen wir den Pigmentbecher von einer dunklen, scheinbar homogenen Masse erfüllt, die sich gewöhnlich als aus zwei länglich runden Teilen zusammengesetzt darstellt. An günstigen Präparaten, besonders an Schnitten senkrecht zur Pigmentbecherachse, erkennt man die Zusammensetzung aus 3 länglich runden Körpern, deren Längsachse mit der Achse des Pigmentbechers zusammenfällt (Taf. 14, Fig. 31 *Sk*). Nach HESSE's von andern Trematoden und Turbellarien gegebener Darstellung sind es die drei Sehkolben, die das in dieser Weise differenzierte Plasma der Sehzellen darstellen. Die von HESSE beschriebene Stäbchenschicht an ihrem distalen Ende war bei der Kleinheit des Objekts nicht zu finden. Die zwischen dem Sehkolben und dem Sehzellkern liegende Plasmapartie ist zu einem ganz dünnen Faden geworden, sodaß auf Schnitten oft Sehzellkern und Sehkolben getrennt scheinen. Die Fortsetzung der Sehzellen in je einen Sehnerven fand ich nie.

Die Verhältnisse der Augen des *Miracidium*s stimmen also prinzipiell mit den von HESSE für andere Plathelminthen beschriebenen überein, und zwar speziell mit denen von *Planaria torva*. Auch diese Triclade besitzt 3 Sehzellen und zeigt dieselbe Anordnung der drei Sehkolben im Pigmentbecher, einen größern vorn, zwei kleinere ihn gleichmäßig berührende hinten.

Nun machte ich aber noch eine Beobachtung, die HESSE, wenn auch in anderm Sinne, für unmöglich hält. An der Knickstelle des Pigmentbechers, also etwa in seiner Mitte, fand ich regelmäßig eine Öffnung im Pigmentbecher (Taf. 14, Fig. 31). Diesem Umstande, der eine mechanische Ursache haben konnte, würde ich keinen sehr hohen Wert beigelegt haben, wenn ich nicht von den Sehkolben je einen sehr feinen Fortsatz nach dieser Öffnung hätte hinziehen sehen (Taf. 14, Fig. 31). Ich konnte diese Fortsätze an günstigen Präparaten stets feststellen.

Nun beschreibt ein in mancher Hinsicht ähnliches Verhalten JOUBIN in seiner Arbeit „Sur les Turbellariés des côtes de France“ (1890) und zwar speziell für die Nemertine *Drepanophorus rubrostriatus* (HUBRECHT). JOUBIN sieht hier ebenfalls eine Öffnung in der Mitte des Pigmentbechers und bringt sie mit dem „nerf optique“ in Beziehung: „Les fibrilles nerveuses pénètrent en un faisceau serré par la pointe de l'œil. Tout le paquet monte, en se dissociant légèrement, vers la

cornée, et avant d'y arriver, il s'épanouit en une sorte de bouquet. Une partie minime de fibrilles continue son chemin directement vers la cornée et paraît pénétrer dans les cellules qui la tapissent. L'autre partie des nerfs se recourbe en bouche et redescend vers la partie inférieure de l'œil." Diese Auffassung erklärt HESSE für unmöglich, weil im Pigmentbecher gar keine Öffnung sich finde. Wenn wir nun beim Miracidium doch eine solche Öffnung und auch einen Fortsatz der Sehkolben nach dieser Öffnung hinziehend finden, so entspricht dies teilweise den Beobachtungen JOUBIN'S. Nach HESSE ist „das axiale Nervenbündel JOUBIN'S offenbar nichts anderes als das Bündel der faserförmigen Sehzellen; diese hielt er für den Augennerven und postulierte wohl Loch und äußere Fortsetzung hinzu.“

Von alledem kann bei meinen Befunden nicht die Rede sein: erstens finden wir keine faserförmigen Sehzellen in dem Pigmentbecher, und der zu der tatsächlichen Öffnung führende Fortsatz sitzt dem distalen Ende des Sehkolbens auf; zweitens bedarf es hier keines jenseitigen Fortsatzes jener eventuellen Nerven, weil das Auge hier dem Gehirn unmittelbar aufgelagert ist. Es liegt mir fern, JOUBIN'S Auffassung verteidigen zu wollen, da sich der nach JOUBIN'S Zeichnungen außerordentlich komplizierte Bau des verhältnismäßig großen Auges von *Drepanophorus* nicht ohne weiteres mit dem aus nur vier Zellen gebildeten Auge des Miracidiums vergleichen läßt. Ich schließe mich im Gegenteil der HESSE'schen Augentheorie für das Miracidium an und glaubte nur auf diese Befunde hinweisen zu müssen, weil die Einwände HESSE'S gegen JOUBIN'S Ansicht für mein Objekt hinfällig sind und darum auch ihre Gültigkeit für *Drepanophorus* vielleicht nicht stichhaltig sind. Zwar habe ich keine Veranlassung, für die Richtigkeit der JOUBIN'schen Zeichnungen einzutreten, aber gerade die fraglichen Verhältnisse sind von ihm mit solcher Deutlichkeit dargestellt, daß ihnen gewiß ein dementsprechendes Verhalten zugrunde liegen muß.

D. Die Entwicklung des Darmapparats.

Mit den Darstellungen, die frühere Autoren über den Darmapparat des Miracidiums oder der Redie und Cercarie geben, stimmen meine Beobachtungen in keinem Falle überein. LETCKART hält die gesamte Inhaltsmasse des Vorderkörpers, also Gehirnmasse + Darmapparat für den letztern. „Die von der Leibeswand umschlossenen

Inhaltsmassen füllen den Innenraum so vollständig aus, daß man auf den ersten Blick geneigt ist, dem gesamten Körper unserer Embryonen ein einziges zusammenhängendes Parenchym zu vindizieren. Trotzdem aber läßt sich nicht bloß, wie bemerkt worden, Leibeswand und Inhaltsmasse scharf auseinanderhalten, sondern auch letztere wieder in zwei voneinander durchaus verschiedene Theile zerlegen, verschieden sowohl durch Natur und Aussehen wie durch ihre Lage. Der eine dieser Theile füllt den gesamten Vorderkörper. Er besteht aus einer Körnermasse, die trotz der Abwesenheit einer eignen Umhüllung allseitig scharf begrenzt ist und sich mit ihrem vordern, konisch verjüngten Teile durch den Kopf hindurch bis in die Nähe des Tastzapfens verfolgen läßt. Ein Vergleich mit den verwandten darmführenden Embryonen (z. B. *Amphistomum subclavatum*) läßt kaum einen Zweifel, daß dieses Gebilde einen rudimentären Darm darstellt.“ Nach dieser Darstellung handelt es sich also vor allem um das umfangreiche Ganglion.

Eine richtigere Darstellung des Miracidendarmes finden wir bei SCHAUINSLAND, wenn auch seine Deutung nach meinen Befunden nicht ganz aufrecht zu erhalten ist. Nachdem ich letztere erörtert habe, will ich auf SCHAUINSLAND's Resultate zurückkommen.

Wir hatten gefunden, daß die Darmanlage an dem vordern Pol des Embryos sich aus 4 Zellen mit Bläschenkernen, einer mit kleinem chromatinreichen Kern und einer diese fünf nach hinten umfassenden Zelle mit großem, schalenförmigem Kern besteht (Taf. 13, Fig. 21). Eine Grenze der letztern Zelle ist zunächst nicht festzustellen, dann aber scheint ihr Plasma sich seitlich um die 5 Zellen herumzulegen (Taf. 13, Fig. 19 *Schk*). Denn man sieht eine vom Schalenkern ausgehende feine Hülle entstehen, die sich im Längsschnitt ebenso wie die Längsmuskulatur des Körpers als feine, dunkle Linie darstellt (Taf. 13, Fig. 22 *Dm*). Ich glaube diese Hülle als Darmmuskulatur ansprechen zu dürfen und zwar als Längsmuskulatur, deren Fibrillen sich aus dem Plasma der Zelle mit dem schalenförmigen Kern differenzieren. Eine Ringmuskulatur ist nicht vorhanden. Diese Muskelhülle bildet vorläufig einen etwa kugligen Sack, in dessen Innerm die übrigen fünf Zellen liegen. Deren Plasma erscheint syncytiumartig verschmolzen und ist von der Muskelwand durch ein schmales Lumen getrennt (Taf. 13, Fig. 22).

Bald nach der Bildung der muskularen Darmwandung treten im Plasma der innern Darmzellen zahlreiche kleine Körner oder

Tropfen auf, alle gleich groß und kuglig. Nach HEIDENHAIN färben sie sich intensiv schwarz (Taf. 14, Fig. 33).

Der Darmapparat stellt also jetzt, wie oben erwähnt, einen geschlossenen, muskulären Sack dar. Pharynx und Mundöffnung fehlen. Betrachten wir deshalb die weiteren Veränderungen, die am Darm selbst und an seiner vordern Umgebung, wo wir das Auftreten von Pharynx und Mund erwarten dürften, jetzt eintreten.

Die Epidermis umschloß bis jetzt den Embryo in kontinuierlicher Schicht. Nun sehen wir aber die den vordern Pol bildende Epidermiszelle (Taf. 13, Fig. 21 *Pz*) sich aus dem Embryo herauslösen und nach außen treten. Wodurch dieses auffallende Verhalten veranlaßt wird, vermag ich nicht zu sagen. Eine Öffnung entsteht durch diesen Vorgang in der Epidermis nicht, sondern die in der Epidermiszellschicht entstandene Lücke bleibt durch eine feine, epidermale Membran geschlossen. Mit dieser Membran bleibt die ausgetretene Epidermiszelle noch eine Zeitlang in Verbindung (Taf. 14, Fig. 29 *Pz*). Die Membran wird offenbar von ihr geliefert. Später löst sie sich los und liegt dann gewöhnlich seitlich vom Rostellum, ohne eine weitere Rolle zu spielen.

Aus der von der Membran geschlossenen Epidermisöffnung wölben sich nun die Längsmuskulatur des Hautmuskelschlauchs und die Darmmuskulatur nach außen, indem sie die Membran mit nach außen stülpen (Taf. 14, Fig. 29). Es entsteht so ein dem Pol des Embryos aufsitzender Zapfen, dessen äußerste Schicht von der epidermalen Membran und der ihr dicht anliegenden Längsmuskulatur des Hautmuskelschlauchs gebildet wird und in den die Darmmuskulatur hineinragt. Die muskulare Darmwandung hat flaschenförmige Gestalt angenommen (Taf. 13, Fig. 26a, b). Die Zelle mit dem Schalenkern bildet den Boden, der Flaschenhals ragt bis in die Spitze des Rostellums.

Die hier geschilderte Entstehung des Rostellums, besonders das Austreten einer Epidermiszelle aus dem Embryo steht im Widerspruch zu der bisherigen Erfahrung an andern Objekten. Ich bin mir der Auffälligkeit dieses Verhaltens durchaus bewußt, doch waren die angegebenen Befunde so klar und gelangten immer wieder so zur Beobachtung, daß ich keine andere Deutung finden konnte. Auf die Beschreibung früherer Autoren von der Bildung des Rostellums will ich hier kurz eingehen.

SCHUBMANN hatte nach der Schilderung der Abplattung der Epidermiszellen das Entstehen des Rostellums folgendermaßen er-

klärt: „Von den beschriebenen Veränderungen bleibt eine Zelle ausgeschlossen, nämlich die, welche an dem dem Deckelpol des Eies entsprechenden Pol des Embryos liegt. Während alle andern Ectodermzellen sich abplatten, behält diese Zelle ihr Aussehen, wölbt sich sogar stärker nach außen vor und liefert das wimperlose Rostellum des Miracidiums.“

LEUCKART hatte bereits das Rostellum bezeichnet als einen „stumpfen, flimmerlosen Zapfen, der als ein Tastapparat zu fungieren scheint. Wenn derselbe, wie es gewöhnlich geschieht, nach innen eingezogen wird, dann sieht man die benachbarten Ränder kapuzenartig über ihm sich zusammenlegen.“

Auch SCHAUINSLAND hatte für das Miracidium von *Distomum tereticolle* angegeben, daß es den „herausgestülpten Rüssel sowohl als Tastorgan als auch ganz besonders zum Festsaugen“ benutze.

Es ist wohl schwer, sich diese Funktionen von einer einzigen Epidermiszelle ausgeführt zu denken. Die zur Erläuterung gegebene Zeichnung (tab. 35, fig. 51) dürfte übrigens seiner Schilderung widersprechen.

SCHAUINSLAND hatte schon die Entstehung des Rostellums richtig erkannt, wenn er es als eine „Ausstülpung des vorderen Darmteils“ erklärte. Daß die Körpermuskulatur ebenfalls an der Rostellumbildung teilnimmt, hatte er nicht festgestellt. Seine bildliche Darstellung des Darmapparats für *Distomum tereticolle*, *Distomum cygnoides* und *Distomum globiporum* entspricht ganz den Verhältnissen, wie ich sie bei *Fasciola hepatica* fand. Er stellt ihn als einen flaschenförmigen Sack dar, der durch eine feine Linie begrenzt ist und halsförmig ins Rostellum verläuft. Entstanden denkt er sich das Darmlumen „durch eine regelmäßige Anordnung einiger Entoblastzellen.“ Wie er es allerdings auf tab. 2, fig. 12 u. 13 für *Distomum cygnoides* dargestellt hat, wo er ein typisches Pflasterepithel als Begrenzung des Darmes zeichnet, muß ich es nach meinen Befunden für unmöglich halten. Da er in einem ältern Stadium desselben Tieres die Begrenzung des Darmes als eine feine Linie zeichnet, so muß ich jenes typische Epithel für eine Täuschung halten. Ich glaube auch bei den von ihm untersuchten Formen die Begrenzung des Darmes als Muskelschicht ansprechen zu können. Als Epithel des Darmes fasse ich vielmehr jene Zellen auf, die SCHAUINSLAND im Darmlumen zeichnet und wie ich sie bei meinem Objekt in der Fünffzahl stets gefunden habe. Ich kann mich deshalb seiner Auffassung vom Darne nicht anschließen, wenn er schreibt: „Sein Lumen hat sich

offenbar durch Resorption der dazwischen liegenden Zellen gebildet, wofür auch der Umstand spricht, daß man noch in einem ziemlich späten Stadium durch Tinktion in dem körnigen Darms Kerne entdecken kann, die sich intensiv färben. Dieselben können nur von rückgebildeten Entoblastzellen stammen, denn der Dotter, der bei einer Einstülpungsöffnung in den Darm hätte eintreten können, enthält schon lange keine Kerne mehr, was Färberversuche darthun.“ Da nach meinen Befunden für *Fasciola hepatica* eine solche Entstehung des Darmes nicht gilt, weil ich stets eine deutliche Darmanlage fand, so darf ich auch wohl SCHAUINSLAND's Beobachtungen anders deuten. Und mir scheint keine andere Annahme übrig zu bleiben, als die Zellen in dem von der oben beschriebenen Darmmuskulatur gebildeten Lumen für ein rudimentäres Darmepithel zu erklären. Doch ich will diese Annahme besser begründen.

Der in das Rostellum hineinragende Teil stellt ursprünglich unzweifelhaft einen Pharynx dar, der den Darm mit einem früher vorhandenen Munde verband. Diese Mundöffnung nun ist geschwunden. Trotz eingehender Untersuchung konnte ich eine solche nie feststellen. Das Rostellum war stets geschlossen. Das Verdauungssystem ist rudimentär geworden. Bei retrahiertem Rostellum fand ich stets in dessen Mitte eine Vertiefung und um diese eine ringförmige Furche, an der die Retractoren inserieren. Die Hauptaufgabe des Rostellums ist also offenbar, wie auch SCHAUINSLAND angibt, als Haftapparat zu dienen. Ich selbst sah öfters die Miracidien sich mit dem Vorderende am Deckglas oder Objektträger festheften. Infolgedessen durfte auch das Darmepithel rudimentär werden. So kommt es, daß wir zwar die Epithelzellen als Anlage und auch im fertigen Darm noch finden, daß sie aber die typische Epithelform infolge ihrer Funktionslosigkeit nicht mehr annehmen. Auch die Konstanz in Form und Zahl, in der ich die Zellen stets fand, sprechen für die Richtigkeit meiner Annahme. Worauf ich den Unterschied dieser Darmepithelzellen — wir sahen oben, daß sie sich aus vier Zellen mit größern Bläschenkernen und einer Zelle mit kleinem, chromatinreichem Kern zusammensetzten — zurückführen soll, weiß ich nicht. Die kleine Zelle findet man in der Anlage stets vor den übrigen Zellen gelagert und in spätern Stadien immer im Rostellum oder ihm zunächst liegend. Eine Veränderung sieht man an ihr ebensowenig eintreten wie an den übrigen vier Zellen. Vielleicht stellt sie allein das rudimentäre Pharynxepithel dar.

E. Die Entwicklung der Retractoren und der Kopfdrüsen.

Wir gehen zu den letzten Veränderungen über, die wir am vordern Pol des Embryos beobachten. Aus dem großen Zellenkomplex des Vorderkörpers, in dem das Gehirn schon gebildet ist, sehen wir plötzlich eine Reihe von Zellen nach vorn wandern und zwischen die Darmmuskulatur und den Hautmuskelschlauch treten (Taf. 13, Fig. 26a u. b *Rwz*, die zwei aufeinanderfolgende Schnitte darstellen). Die Darmmuskulatur, die in der Spitze des Embryos nahe an den Hautmuskelschlauch herantritt, wird zur Seite gedrängt, und jene Zellen wandern bis zu der Stelle, wo die Epidermisränder in die Rostellummembran übergehen. Hier legen sie sich ringförmig um die Darmmuskulatur (Taf. 14, Fig. 29 *Rw*). Diese erleidet dabei keine Deformation, der Hautmuskelschlauch dagegen buchtet sich über dem Zellenring nach außen und bildet, da er sich hinter dem Zellenring wieder zusammenzieht und der Darmmuskulatur nähert, einen beträchtlichen Ringwulst (Taf. 14, Fig. 29 *Rw*). Die hinter dem Ringwulst entstehende Einbuchtung wird durch die hier stark verdickte Epidermis ausgefüllt. Der so gebildete Zellenring stellt offenbar die Anlage der beiden Retractoren des Rostellums und der beiden Kopfdrüsen dar. Die Entwicklung der Zellen zu diesen Organen konnte ich leider nicht verfolgen.

Retractoren und Kopfdrüsen liegen symmetrisch links und rechts, die Retractoren mehr dorsal, die Kopfdrüsen mehr ventral. Taf. 14, Fig. 33 stellt einen Schnitt dar, der ein wenig schief zur Transversalebene geführt ist und infolgedessen einen Retractor (*Ret*) und eine Kopfdrüse (*Kdr*) zeigt. Die Retractoren inserieren proximal mit außerordentlich breiter Basis am ersten Epidermiszellenring, verschmälern sich distal sehr rasch und verlaufen dann in gleicher Stärke bis an die Spitze des Rostellums, wo sie symmetrisch links und rechts inserieren (Taf. 14, Fig. 31). Bei ihrer Kontraktion bringen sie dann vorn im Rostellum die früher erwähnte Ringfurche zustande, mittels deren sich das Miracidium jedenfalls anheftet. Überhaupt sind die Retractoren, besonders die breite Basis der Insertion, nur bei retrahiertem Rostellum deutlich. Ist das Rostellum ausgestülpt, so schmiegen sich die Retractoren der Leibeswand dicht an und sind nicht erkennbar. Bei der Kontraktion aber wird das ganze Rostellum in den Körper zurückgezogen, und die Epidermisränder schlagen sich über ihm infolge der Kontraktion der Ringmuskeln des Vorderkörpers ein (Taf. 14, Fig. 31, 33). Der proximale Teil der

Rostellumwand erscheint dann nach innen gestülpt, während der andere Teil seine nach außen gestülpte Form behält, abgesehen von der kleinen Einstülpung in der Mitte der Rostellumspitze und der Ringfurche. Es entsteht so das Bild eines nur in seinem untern Teile eingestülpten Handschuhfingers (Taf. 14, Fig. 31, 33). Um die so entstandene Knickung in der Mitte der Rostellumwand, die im Embryo nun noch hinter der Frontalebene der proximalen Insertionsstellen liegt, müssen die Retractoren herumgreifen, sodaß sie zunächst fast senkrecht zur Insertionsfläche verlaufen und die ganze Insertionsbreite sichtbar wird (Taf. 14, Fig. 31). Die Art der Einstülpung des Rostellums beruht wohl auf einer gewissen Elastizität der Rostellumwand, auf die ich auch das Wiederausstülpen des Rostellums beim Nachgeben der Retractoren zurückführen möchte. Die vordere Hälfte der Rostellumwandung würde dabei eine größere Festigkeit haben als die hintere, sodaß trotz des Zuges am vordern Teil nur der hintere eingestülpt wird (Taf. 14, Fig. 31).

Die Kopfdrüsen erscheinen als einfache Blindsäcke, die von einem nach HEIDENHAIN dunkel gefärbten, anscheinend tröpfchenförmigen Inhalt erfüllt sind. Obwohl es mir trotz aller Bemühungen nie gelang, eine zellige Wandung oder überhaupt Zellen in den einzelnen Entwicklungsstadien zu erkennen, muß ich eine zellige Natur für sie annehmen. Und zwar bin ich geneigt, je eine Kopfdrüse als eine Zelle anzusehen. Ihre Mündung fand ich links und rechts in der Mitte der Rostellumwand, bei der Retraction des Rostellums etwa an der Knickstelle (Taf. 14, Fig. 33 *Kdr*). Hiermit stehe ich im Gegensatz zu COE, der diese Drüsen auch beschrieb und nach dem sie von andern Autoren als „Coe'sche Kopfdrüsen“ bezeichnet wurden. COE untersuchte Silbernitratpräparate und stellte nach ihnen die Kopfdrüsen dar als flaschenförmige Gebilde, die in einen langen, dünnen Hals auslaufen und ganz vorn im Rostellum münden, genau an den Stellen, wo ich die Retractoren inserieren sehe. Im Widerspruch dazu stehen aber zwei andere Zeichnungen COE's, die nach Totalpräparaten angefertigt sind. Hier zeichnet er an der Spitze des Rostellums eine ganze Anzahl kleiner Ringe, die er als Mündungen der Kopfdrüsen bezeichnet. Auf der erstgenannten Zeichnung, die offenbar einen Schnitt darstellt, ist aber von einer Verzweigung des Ausführganges, mit der doch wohl eine mehrfache Mündung verbunden sein müßte, nicht zu sehen. Wie ich diesen Widerspruch in Einklang bringen könnte, weiß ich nicht. Auch ich sah an der Spitze des Rostellums Gebilde, die etwa ebenso ange-

ordnet sind wie die von COE gezeichneten kleinen Ringe. Doch es waren niemals Ringe in meinen Präparaten, sondern kleine, runde Tropfen, die dem Rostellum aufsaßen und mit Silbernitrat stark geschwärzt waren. Ebensolche Tropfen fand ich auch an andern Stellen in der Umgebung des Rostellums. Ich halte sie für Excrettropfen, die aus den Kopfdrüsen stammen und an der Spitze des Rostellums kleben. Diese Stelle würde auch ganz der vermutlichen Aufgabe des Excrets, als Klebemittel zu dienen, entsprechen. Ob die von mir gefundenen Tropfen den von COE dargestellten kleinen Ringen entsprechen, COE's Angaben also einem Irrtum entspringen, kann ich nicht sagen. Jedenfalls sind die von mir gefundenen Gebilde unmöglich als Drüsenmündungen anzusprechen. COE würde sie jedenfalls als Excrettropfen ansehen, die unmittelbar an ihrer Austrittsstelle liegen geblieben sind. COE's Befunde und die meinen könnten also hier in Einklang stehen. Es bleibt aber der oben erwähnte Widerspruch in COE's Zeichnungen.

F. Die Entwicklung des Excretionsgefäßsystems.

Über die Entwicklung des Excretionsgefäßsystems sind die Mitteilungen früherer Autoren recht spärlich. LEUCKART konstatiert nur das Vorhandensein zweier Excretionsgefäße und beschreibt sie nach Lage und Gestalt ziemlich genau: „Es sind kurze, schräg nach hinten und innen verlaufende, schließlich auch etwas erweiterte Röhren, welche sich vorn in einen engen Gang ausziehen und im Inneren, wie mir geschienen, je zwei lebhaft schwingende Haare tragen.“ Das Vorhandensein einer Zelle, „welche die Öffnung des Trichters pfropfenartig verschließt,“ vermutet er nur.

Auch SCHAUINSLAND erwähnt über die Entstehung des Excretionssystems nichts. Die Angaben, die er über das ausgebildete Gefäßsystem macht, scheinen nach meinen Befunden recht zweifelhaft. Die von SCHUBMANN als Excretionsorgane bezeichneten Zellen dürften mit dem Gefäßsystem kaum etwas zu tun haben.

Nur GOLDSCHMIDT beschreibt für *Zoogonus mirus* eine Excretionsgefäßanlage.

Über die Entwicklung des Excretionsorgans bei Cercarien stehen sich heute zwei Auffassungen gegenüber. Looss nimmt eine Entstehung der Kanäle aus lacunären Zwischenräumen zwischen den Mesodermzellen an, um die sich das begrenzende Plasma zu den Kanalwandungen verdichtet.

Die andere, von BUGGE vertretene Anschauung geht dahin, daß die Excretionsorgane aus typischen Organanlagen hervorgehen, und zwar je aus einem mesodermalen Zellenstrang, dessen Plasma zur Bildung des Kanals durchbrochen wird. Diese letztere Auffassung nimmt auch ROSSBACH für die Redien an, weil er den erwähnten Zellenstrang in seinen Präparaten zu erkennen glaubt. Es liegt nun nahe, für das Miracidium eine gleiche Entstehung desselben Organs anzunehmen wie für Cercarien und Redien. Eine Entscheidung der Frage wird beim Miracidium dadurch erschwert oder unmöglich gemacht, daß es sich aus verhältnismäßig nur wenigen Zellen zusammensetzt und daß deshalb bei Annahme der BUGGE'schen Theorie wahrscheinlich die beiden Kanäle nur aus je einer einzigen Zelle abzuleiten wären. Ein Zellenstrang, wie er für Cercarien und Redien angegeben wird, ist beim Miracidium mit Sicherheit nicht vorhanden. Da auch lacunäre Zwischenräume, aus denen ein Excretionskanal hervorgehen könnte, im Miracidienkörper nicht zu finden sind, so nehme ich die Entstehung der beiden Gefäße aus nur je einer Zelle an.

Sehr deutlich werden die Verhältnisse an den ausgebildeten Excretionsorganen. Die Flimmertrichter, die etwas vor der Mitte des Miracidienkörpers symmetrisch links und rechts der Leibeswand genähert liegen (Taf. 14, Fig. 38 *Tr*), verlaufen — von den Terminalzellen aus gerechnet — schief nach oben und vorn, wie auch LEUCKART dies angibt. Doch fand ich auch am lebenden Miracidium den einen Trichter nach vorn, den andern rückwärts gerichtet.

Die Terminalzelle (Taf. 13, Fig. 27, 28) fand ich nicht, wie ROSSBACH, so durchaus verschieden von den umliegenden Keimzellen. Der einzige Unterschied bestand in der meist geringern Größe des Kerns und seiner Einbuchtung an der dem Wimpertrichter zugekehrten Seite. Von einer stärkern Granulierung und Tinktion, die ROSSBACH für die Terminalzelle angibt, konnte ich nicht feststellen. Die Chromatinstruktur unterscheidet sich von der der Keimzellen nicht.

Der Terminalzellkern weist, wie oben angedeutet, eine Einbuchtung auf, die dem Wimpertrichter zugekehrt ist (Taf. 13, Fig. 28). Wimperflamme und Trichterwandung sitzen einer Basalplatte auf (Taf. 13, Fig. 27, 28), die von dem Terminalzellkern ein Stück entfernt ist. Wie ROSSBACH auch für die Redien angibt, ist die Basalplatte „konvex-konkav, die Konvexität ist dem Kern der Terminalzelle zugekehrt“. Was aber ROSSBACH über ihre Zusammensetzung

für die Redien angibt, ist für das Miracidium nicht ganz zutreffend. Er schreibt darüber: „Diese Basalplatte, von der die einzelnen Wimpern ihren Ursprung nehmen, denkt man sich aus vielen einzelnen ‚Basalkörnern‘ zusammengesetzt. Zu jedem Basalkorn soll eine Wimper gehören. Den Zusammenhang zwischen Basalkörnern und Wimpern habe ich nicht beobachtet; ein solcher ist ja auch nur sehr schwierig und nur an besonders günstigen Untersuchungsobjekten festzustellen. Doch war an einzelnen, günstigen Stellen eine feine Körnelung der ‚Basalplatte‘ wahrzunehmen.“

Ich fand die Basalplatte stets aus 2 deutlichen Schichten zusammengesetzt, einer dickern, dem Terminalzellkern zugewandten, schwach tingierten Schicht, in der Strukturen nicht zu unterscheiden sind, und einer dünnern, der vorigen aufliegenden, die sehr stark tingiert ist und bei günstigen Präparaten deutlich ihre Zusammensetzung aus den Basalkörnern erkennen läßt (Taf. 13, Fig. 27). Diese letztere ist es also nur, die sich aus den Basalkörnern zusammensetzt. Den Zusammenhang der Basalkörner mit den Wimpern konnte ich nicht beobachten, da die einzelnen Wimpern infolge der gegenseitigen Verklebung nicht deutlich genug werden. Jedenfalls geht aber die Wimperflamme deutlich in die Basalkörnerschicht über.

Der konvexen Fläche der Basalplatte entspricht nach Lage und Gestalt die Einbuchtung des Terminalzellkerns ziemlich genau (Taf. 13, Fig. 28). Ich nehme daher an, daß die Wimperflamme mit der Basalplatte ursprünglich dem Kerne unmittelbar aufsäß, daß also der ganze Wimpertrichter, wie ich oben schon erwähnte, von der Terminalzelle gebildet wird. Nachträglich würde dann der Wimpertrichter von dem Kern abrücken und in ihm die der Basalplatte entsprechende Einbuchtung zurücklassen. Der Zwischenraum zwischen Terminalzellkern und Basalplatte wird durch das Plasma der Terminalzelle ausgefüllt (Taf. 13, Fig. 27, 28). Doch ist das Plasma keineswegs ganz auf dieser Seite zusammengezogen, sondern umgibt in ziemlicher Menge den ganzen Kern. Die Wimpern entspringen von der ganzen Oberfläche der Basalplatte, sodaß die Wimperflamme am Grunde denselben Umfang wie die Basalplatte aufweist. Sie verjüngt sich dann, erst stärker, dann schwächer, und läuft in eine Spitze aus. Wie man an Querschnitten sieht, können sich die Wimpern zu vier Bündeln vereinigen, die man dann als deutlich voneinander getrennte Kreissektoren erkennt. Ebenso kann man an Querschnitten durch die Wimperflamme die Zusammensetzung aus einzelnen Wimpern erkennen (Taf. 14, Fig. 30 *Excr.*).

Die Wandung des Trichters tritt aus der ziemlich scharfen Kante der Basalplatte hervor und zwar aus der untern homogenen Schicht. Sie zieht im Schnitt als feine sehr deutliche Linie nach vorn, stets in beträchtlichem Abstand von der Wimperflamme selbst, der als Spielraum der Flamme notwendig ist. ROSSBACH findet diesen Zwischenraum bei seinen Präparaten verschwunden. Den von BUGGE für die Cestoden und Trematoden, von ROSSBACH für die Redien beschriebenen „Capillarring“ finden wir auch beim Miracidium. Auch hier sehen wir ihn in der Mitte des Wimpertrichters. Er bildet im Längsschnitt eine stark tingierte, beträchtliche Verdickung der Wand, die sich nach innen in das Gefäßlumen vorwölbt (Taf. 13, Fig. 27 Cr). Nach BUGGE besteht er „aus einzelnen in der Längsachse des Trichters stehenden schwarzen Stäbchen von keulenförmiger Gestalt, deren dickes oberes Ende bis über die Mitte des Trichters reicht, während sie sich gegen die Capillaren hin verjüngen und miteinander verschmelzen“. Es würde also der Capillarring nicht eine Verdickung der Trichterwand darstellen, sondern ein selbständiges neben ihr bestehendes Gebilde. An meinen sonst ausgezeichneten Präparaten konnte ich eine derartige Differenzierung nicht feststellen. Auch fand ich im Längsschnitt nie eine keulenförmige Gestalt des Capillarringquerschnittes, sondern die Verdickung verjüngte sich nach beiden Seiten gleichmäßig. Auch weiß ich nicht, wie ich mir eine solche Differenzierung innerhalb der Kanalwandung denken soll, wenigstens fürs Miracidium. Ich stehe deshalb der BUGGE'schen Darstellung, die ROSSBACH für die Redien bestätigen zu können glaubt, in bezug aufs Miracidium skeptisch gegenüber und möchte eher annehmen, daß es sich um eine bloße Verdickung der Trichterwandung handelt.

Der Excretionskanal wurde schon von LEUCKART beobachtet und als geschlängelter Kanal beschrieben, der in den Körperwänden nach hinten verläuft. Den Zusammenhang mit dem Wimpertrichter konnte er aber ebensowenig wie eine Mündung beobachten.

COE stellt ihn in seinen Zeichnungen genau dar. Er geht von dem verjüngten Ende des Wimpertrichters aus und mündet in einer Endblase, die sich genau lateral zwischen den Epidermiszellen des vorletzten Ringes, kurz vor deren Hinterrande mit kurzem, nicht sehr weitem Ausführgang nach außen öffnet. Auch hier besteht ein Widerspruch in den COE'schen Zeichnungen, indem in den Totalpräparaten der Kanal in seinem Verlaufe eine starke Schlängelung und sogar Schleifenbildung aufweist, ohne daß aus der Zeichnung

eine Kontraktion des Miracidiums ersichtlich wäre, aus der die Schlängelung des Kanals sich erklären ließe. Auf seiner Längsschnittzeichnung dagegen schmiegt sich der Kanal in seinem ganzen Verlauf der Leibeswand dicht an und bildet anscheinend eine fast gerade Linie. Auf den Bildern von Totalpräparaten scheint er mit der subepidermalen Zellschicht in keiner Beziehung zu stehen, im Gegensatz zu der eben beschriebenen Längsschnittzeichnung. Im übrigen stimmen meine Befunde mit denen COE's überein, doch konnte ich weder eine so starke Schlängelung beobachten noch ein derartiges Gebundensein an die subepidermale Zellschicht. Wenn ich ihn dieser letztern oft im größten Teil seines Verlaufes anliegen sah, so möchte ich dies eher darauf zurückführen, daß die wachsenden Keimballen des Hinterkörpers diesen fast ganz ausfüllen und die Kanäle seitlich an die Leibeswand pressen. Die Kanäle ziehen offenbar frei durch den Körper des Miracidiums.

An Totalpräparaten, die mit Silbernitrat behandelt waren, war der Kanal nie zu finden. Doch zeigten ihn dickere Schnitte (5—7 μ), die mit HERMANN'scher Lösung fixiert und nach HEIDENHAIN gefärbt waren, aufs beste. Eine doppelte Kontur war nicht erkennbar, sondern nur eine deutliche, stark gefärbte, einfache Linie. Die Endblase fand ich an derselben Stelle wie COE. Doch war sie größer, als COE sie darstellt. Auch ihre Mündung nach außen war bedeutend weiter. Die Blase liegt ganz in der subepidermalen Zellschicht. An Silbernitratpräparaten fand ich an dieser Stelle einen besonders ausge dehnten Silberniederschlag.

G. Die Entwicklung der Keimballen.

Um in die Entwicklung der Keimballen Licht zu bringen, ist anscheinend das Miracidium von *Fasciola hepatica* ein recht ungeeignetes Objekt. Das Wenige, was ich an ihr feststellen konnte, sei hier kurz beschrieben. Wie wir früher gesehen hatten, unterschieden sich in dem Stadium des undifferenzierten Zellenhaufens die spätern Keimzellen durch kein sichtbares Zeichen von allen andern Zellen des Embryos, sodaß man nicht einmal angeben kann, welcher Pol der künftigen Keimregion angehört. Erst als in der einen Hälfte des Embryos die Kerne sich unter Chromatindiminution vergrößerten und Bläschenform annahmen, konnten wir sie als Keimzellkerne bestimmen (Taf. 13, Fig. 18, 19 Kz). Zellgrenzen waren in jenen frühen Stadien nicht erkennbar.

Reifungsteilungen, auf deren Beobachtung ich besondere Aufmerksamkeit verwandte, habe ich nie finden können.

Die erste Furchung liefert ein Macromer und ein Micromer (Taf. 14, Fig. 35, auf welchem Bilde die beiden Zellen gleich scheinen, da das Macromer nur oberflächlich getroffen ist). Bereits in diesem Stadium sah ich dem Keimballen eine Art Hüllzelle aufsitzend, die kapuzenartig ihn überwölbte, wie ich dies schon oben bei Besprechung der Hüllmembran angab (Taf. 14, Fig. 35 K7z). Daß sie ein Blastomer des Keimballens darstellt, scheint nach Taf. 14, Fig. 35, 36a, b, 37 sehr wahrscheinlich. Wir finden eine oder zwei solcher kalottenförmiger Zellen auch noch in weit spätern dem Keimballen aufsitzen, ohne daß eine weitere Differenzierung an ihnen vorgegangen zu sein scheint. Ihre Ausbildung zur Cuticula, wie sie ROSSBACH beschreibt, war nie zu beobachten. Offenbar findet sie noch nicht statt, solange das Miracidium noch im Ei sich befindet oder freilebend ist, sondern erst, wenn es in seinen ersten Wirt gelangt ist. Auch die Organanlage geht erst dort vor sich. Meine Bemühungen, eine Keimblätterbildung in der Entwicklung der Keimballen festzustellen, waren erfolglos, da sich in ältern Stadien die einzelnen Blastomere des Keimballens scharf gegeneinander absetzen, sodaß es bei der gedrängten Lagerung der Keimballen unmöglich ist, die Grenze zweier benachbarter Keimballen mit Sicherheit zu erkennen.

Zum Schlusse möchte ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. KORSCHOLT meinen verbindlichsten Dank aussprechen für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse und die mir erteilten Ratschläge und Anweisungen. Auch Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER sage ich für seine lebenswürdige Unterweisung in der Behandlung des Objekts meinen aufrichtigsten Dank.

Literaturverzeichnis.

- BRAUN, Würmer, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierr., 1879—1893.
- BRESSLAU, Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocoelen, in: Zool. Anz., Vol. 22, No. 600, 1899.
- , Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien, I, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76, 1904.
- BUGGE, Zur Kenntnis des Excretionsgefäßsystems der Cestoden und Trematoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat., 1902.
- COE, W. R., Notizen über den Bau des Embryos von *Distomum hepaticum*, *ibid.*, Vol. 9, Anat., 1896.
- CURTIS, W. C., The location of the permanent pharynx in the Planarian Embryo, in: Zool. Anz., Vol. 29, No. 6, 1905.
- GOLDSCHMIDT, Untersuchung über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 72.
- , Über Bau und Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus* LSS. (Vorläufige Mitteilung), in: Ctrbl. Bakteriolog., Abt. 1, Vol. 32, 1902.
- , Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* LSS., in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905.
- HALKIN, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*, in: Arch. Biol., Vol. 18, 1901.
- HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., 1897.
- IIJIMA, ISAO, Über die Embryologie von *Dendrocoelum lacteum*, in: Zool. Anz., 1883, No. 153.
- V. JANICKI, Zur Embryonalentwicklung von *Taenia serrata* GÖTZE, in: Zool. Anz., 1906.

- JOUBIN, Sur les Turbellariés des côtes de France, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 8, 1890.
- KATHARINER, Über die Embryonalentwicklung von *Gyrodactylus elegans* (v. NORDM.), in: Zool. Jahrb., Suppl. 7, 1904.
- LEUCKART, Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels, in: Zool. Anz., 1881, No. 99.
- , Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels (Zweite Mitteilung), *ibid.*, 1882, No. 122.
- , Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels, in: Arch. Naturg., Jg. 48, Bd. 1.
- LOOSS, Beiträge zur Kenntnis der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 41, 1885.
- MATTIESEN, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen, *ibid.*, Vol. 77, 1904.
- PAGENSTECHER, Trematoden und Trematodenlarven, Heidelberg 1857.
- ROSSBACH, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Redien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 34, 1905.
- SCHAUINSLAND, Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 16, 1883.
- SCHUBMANN, Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L. (*Distomum hepaticum* RETZ.), in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905.
- v. WAGNER, Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Mikrostoma* (Vorläufige Mitteilung), in: Zool. Anz., No. 304, 1889.
- WALTER, Untersuchungen über den Bau der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 56, 1893.
- ZIEGLER, Das Ektoderm der Plathelminthen, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 15. Vers. (Jena), 1905, p. 35—42.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>Bk</i> Basalkörner	<i>Kalz</i> Kalottenzelle
<i>Bl</i> Endblase	<i>Kan</i> Kanal
<i>Bpl</i> Basalplatte	<i>Kb</i> Keimballen
<i>Cr</i> Capillarring	<i>Kz</i> Keimzelle
<i>D</i> Dotter	<i>Lm</i> Längsmuskulatur
<i>Dep</i> Darmepithel	<i>Ln</i> Lateralnerv
<i>Dk</i> Dotterkern	<i>Pbz</i> Pigmentbecherzelle
<i>Dm</i> Darmmuskulatur	<i>Rm</i> Ringmuskulatur
<i>Dz</i> Dotterzelle	<i>Rw</i> Ringwulst
<i>Ekt</i> Ectoblast	<i>Rost</i> Rostellum
<i>Embr</i> Embryo	<i>Sch</i> Schale
<i>Ent</i> Entoblast	<i>Schk</i> Schalenkern
<i>Ep</i> Epidermis	<i>Sk</i> Sehkolben
<i>Epr</i> Epidermisring	<i>Subep</i> Subepidermale Zellschicht
<i>Excr</i> Excretionsorgan	<i>Sz</i> Sehzelle
<i>Fm</i> Fasermasse	<i>Tr</i> Trichter
<i>Gh</i> Gehirn	<i>Tz</i> Terminalzelle
<i>Hm</i> Hüllmembran	<i>W</i> Wimpern
<i>Hx</i> Hüllzelle	<i>Wfl</i> Wimperflamme
<i>Hxsch</i> Hüllzellschicht	<i>Wl</i> Wimperleisten

Die Zeichnungen wurden auf der Tischplatte entworfen. Die Angaben über Vergrößerung beziehen sich auf Objektive und Okulare von LEITZ (Wetzlar).

Tafel 12.

Fig. 1. Optischer Schnitt durch einen zweizelligen Embryo, der aus Macromer und Micromer besteht. Das Macromer bereits wieder in Teilung begriffen. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 2. Schnitt durch einen 3zelligen Embryo (Macromer und zwei Micromere), in der Dottermasse, die in vacuoliger Degeneration begriffen ist, aber zum Teil noch deutliche Zellgrenzen aufweist. *Dk* ein erhaltener Dotterkern. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 1.

Fig. 3a u. b. 2 aufeinanderfolgende Schnitte des aus einzelligem Entoblast und mehrzelligem Ectoblast bestehenden Embryos. Der Entoblast in Teilung begriffen. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 4. Aus dem Ectoblast nach außen rückende Zellen. I, II, III aufeinanderfolgende Stadien solcher Zellen. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 5. Der Entoblast vom einschichtigen Ectoblast umgeben. Blastoporus nicht getroffen. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 6. Der Entoblast deutlich vom Ectoblast abgehoben. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 7. Eine der heraustretenden Zellen hat sich dem Ectoblast tangential aufgelagert. $H\kappa$ I. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 8. Links eine kleine Zelle zwischen zwei größeren, im Begriff, aus dem Ectoblast herauszurücken, zwei andere ($H\kappa$) ihm bereits aufgelagert. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 9a. Die herausgerückten Zellen bilden eine Schicht um den Ectoblast. Der Lücke (Lii) in dieser Schicht entspricht die auf dem folgenden Schnitt (Fig. 9b).

Fig. 9b sichtbare, durch den Dotter gewanderte Zelle ($H\kappa$). Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 10. Eine Hüllzelle in Ablösung vom Embryo begriffen. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 11. Zwei Dotterkerne (Dk) und eine Hüllzelle ($H\kappa$) im Dotter. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 12. Drei Stadien der Hüllzellwanderung (I, II, III). Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 13. Eine Hüllzelle hat begonnen sich auszubreiten. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 14. Zwei am vordern Pol dicht zusammenliegende Hüllzellen, die die Hüllmembranbildung einleiten. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 15. Älteres Stadium der beiden Polhüllzellen, die auseinandergerückt sind. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 16. Die beiden Polhüllzellen liegen seitlich symmetrisch zum Rostellum und sind bereits ganz abgeflacht. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Tafel 13.

Fig. 17. Embryo ohne erkennbare Differenzierungen. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 18. Erste Differenzierung der Epidermis. I, II, III aufeinanderfolgende Stadien. Im Hinterkörper differenzieren sich die Keimzellen ($K\kappa$). Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 19. Epidermis abgegrenzt und bewimpert. Darmanlage (Dep und $Schk$) in der Spitze, der kleinzellige Komplex im Vorderkörper, die Keimzellen im Hinterkörper. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 20. Schnitt durch den Vorderkörper im Stadium der Organbildung. Stränge von Fasermasse (Fm) treten im kleinzelligen Komplex auf. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 21. Längsschnitt durch den Vorderkörper. Am Pol die Darmanlage (Dep und $Schk$) [der kleine chromatinreiche Kern ist nicht getroffen]. Vor der Darmanlage die Polzelle ($P\kappa$). (Die Wimpern der Epidermis sind fortgelassen.) Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 22. Ein dickerer Schnitt durch den ausgebildeten Darm. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 23. Die beiden Pigmentbecherzellen treten in einer dorsalen Einbuchtung des Ganglions auf. (Die Wimpern sind fortgelassen.) Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 24. Ein Pigmentbecher von der Öffnung aus gesehen. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 5.

Fig. 25. Augenschnitt senkrecht zur Becherachse. Die Querschnitte der 3 Sehkolben (*Sk*). Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 26a u. b. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte. Zellen aus dem Vorderkörper (*Rwz*) wandern zwischen Darm und Leibeswand nach vorn zur Bildung des Ringwulstes (*Rw*). Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 27. Wimpertrichter mit Terminalzelle (*Tz*). Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 5.

Fig. 28. Wimpertrichter mit spiralig gedrehter Wimperflamme. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 5.

Tafel 14.

Fig. 29. Längsschnitt durch den Vorderkörper im Stadium der Ringwulstbildung. (Der Schnitt ist auf einer Seite beim Schneiden zerrissen.) Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 30. Längsschnitt durch das gleiche Stadium. Gehirn, Lateralnerven (*Ln*) und die Keimregion sind getroffen. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 31. Transversalschnitt durch das retrahierte Rostellum, den Darm und die Augen. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 32. Schnitt durch Auge, Gehirn und Darm, schief zur Sagittalebene geführt. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 33. Schnitt durch den Vorderkörper, ein wenig schief zur Transversalebene geführt, sodaß links der Retractor (*Retr*), rechts die Kopfdrüse (*Kdr*) getroffen ist. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 34a. Tangentialer Flächenschnitt der Epidermis, der die Zellgrenzen, die Wimperleisten (*Wl*) und die Basalkörner zeigt. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 34b. Derselbe Schnitt, in anderer Einstellung, zeigt die Ringmuskulatur (*Rm*).

Fig. 35. Zweizelliger Keimballen mit Kalottenzelle (*Kalz*). Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 36a u. b. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte des dreizelligen Stadiums. Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. 37. Älteres Stadium eines Keimballens, nur 3 Blastomere getroffen.

Fig. 38. Frontaler Längsschnitt durch das ausgeschlüpfte Miracidium. Schematisiert. Die verschiedenen Organe sind in eine Ebene projiziert.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Das Excretionssystem der Echinorhynchen.

Von

Dr. A. Schepotieff in St. Petersburg.

Mit Tafel 15 und 2 Abbildungen im Text.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Echinorhynchen sind bis jetzt noch etwas unklar geblieben. Die früher allgemein anerkannte Verwandtschaft zwischen den Echinorhynchen und den Nematoden ist von verschiedenen Forschern [z. B. HATSCHKE (4)] angezweifelt worden; besonders auffallend aber war die Entdeckung eines Paares von Excretionsorganen bei *Echinorhynchus gigas* durch ANDRES im Jahre 1878 und durch KAISER (5) im Jahre 1890. Dieser beschrieb ein Paar verzweigter Schläuche, die an den Geschlechtsorganen angeheftet sind und deren zahlreiche Endzweige mit Flimmerorganen versehen sind. Die Anwesenheit von Flimmerhaaren im Organismus der Echinorhynchen stellte natürlich ihre Verwandtschaftsbeziehungen in ganz anderm Lichte dar. Die Angaben KAISER'S wurden jedoch von vielen Zoologen bezweifelt. Einerseits hatte er die Organe, die er als „Nephridien“ bezeichnete, nicht bei allen oder bei vielen Arten gefunden, sondern nur bei einer einzigen, nämlich bei *Echinorhynchus gigas*, während diese „Nephridien“ bei den übrigen vollständig fehlten. Eine solche Sonderstellung des *E. gigas* erschien sehr unwahrscheinlich. Andererseits hat KAISER in seiner Monographie der Acanthocephalen keine befriedigenden Zeichnungen dieser eigentümlichen Organe geliefert. Nach den wenigen Figuren, die er überhaupt gegeben hat (tab. 10, fig. 17 u. 18), konnte man sich keine klare Vorstellung über ihren innern Bau und über ihre Beziehungen zu den Geschlechtsorganen machen. Seine Angaben erforderten also eine Bestätigung. In der vorliegenden Mitteilung gebe ich einen Überblick über den Bau der Excretionsorgane der Weibchen von *E. gigas*, da ich nur

weibliche Exemplare zur Verfügung hatte. Meinen besten Dank spreche ich hier dem Herrn Prof. CHOŁODKOWSKY aus, durch dessen Vermittlung ich dieses Material erlangt habe. Bei den übrigen untersuchten Arten — bei *E. clavaiceps*, *proteus* und *angustatus* — habe ich vergebens nach einer Spur von Nephridien oder überhaupt irgendwelchen Excretionsorganen gesucht, und man muß sich mit KAISER wie den frühern Forschern vollständig einverstanden erklären, daß nur bei der einzigen Art *E. gigas* Excretionsorgane vorhanden sind. Diese Art kann also als einziger Repräsentant einer besondern Unterklasse der Acanthocephalen betrachtet werden. Auch im allgemeinen Bau der Geschlechtsorgane unterscheidet sich *E. gigas* bedeutend von den meisten übrigen Arten. Der Hauptunterschied in der Organisation der weiblichen Geschlechtsorgane des *E. gigas* besteht bekanntlich darin, daß die Uterusglocke sich nicht in die Leibeshöhle öffnet: ihre innere Höhle ist gegen die letztere vollständig abgeschlossen.

Das Ligament (*Lig* Fig. 1, 2, 9, 11, Taf. 15; Textfig. A) besteht aus drei Blättern: einem mittlern (*mLb* Fig. 7 u. 8, Taf. 15; Textfig. B), einem dorsalen (*dLb* Fig. 7, 8, Taf. 15; Textfig. B) und einem ventralen (*vLb* Fig. 7, 8, 12 u. 13), die alle an ihren seitlichen Rändern miteinander verwachsen sind. Es entstehen also zwei besondere gegen die Leibeshöhle abgeschlossene sehr große Räume oder Ligamenträume, ein dorsaler (*dLr* Fig. 7 u. 8, Taf. 15; Textfig. B) und ein ventraler (*vLr* Fig. 7—9, 12 u. 13, Taf. 15; Textfig. B), die in der hintern Körperpartie die Leibeshöhle fast vollständig verdrängen, indem die Ligamentblätter mit der Hautmuskulatur teilweise verwachsen (*vLb* und *LM* Fig. 12, Taf. 15). Diese Räume kommunizieren in der vordern Körperpartie durch eine Öffnung miteinander. Die dorsale Lamelle des Ligaments verwächst mit der dorsalen Wand des vordern Glockenmundes in seiner ganzen Ausdehnung, sodaß die Höhle der Uterusglocke als hintere Partie des dorsalen Ligamentraumes betrachtet werden kann (*dLb* und *dUglw* Textfig. B).

Die weiblichen Geschlechtsorgane von *E. gigas* bestehen bekanntlich aus folgenden Teilen:

1. Ovarien (*Or* Textfig. B). Diese liegen in Gestalt zweier ovaler Säcke auf der mittlern Ligamentlamelle so, daß die Eier nach ihrer Entwicklung nicht in die Leibeshöhle, sondern in den dorsalen Ligamentraum gelangen.

2. Uterusglocke (*Ugl* Fig. 1, 2, 9—13, Taf. 15). Die Glocke

ist ein hohles Organ, an dem man leicht eine längliche, vordere und eine schmalere angeschwollene Partie erkennen kann.

a) Die vordere Partie (*Ugl* Fig. 1, 9—13; *vUgl* Textfig. A u. B), deren vorderer Rand mit der dorsalen Ligamentlamelle verwachsen ist, stellt die eigentliche Uterusglocke dar, in deren Wänden

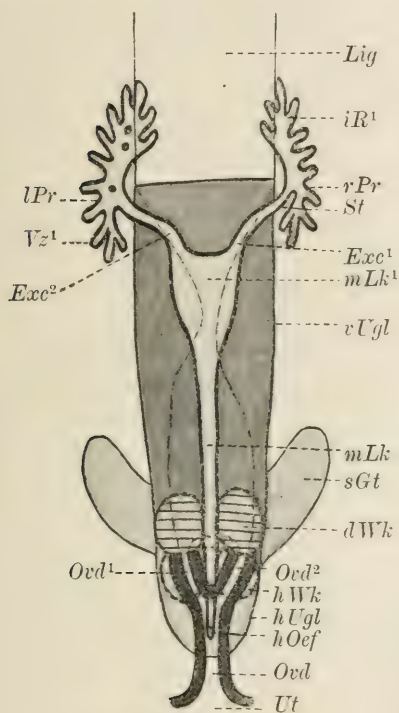


Fig. A.

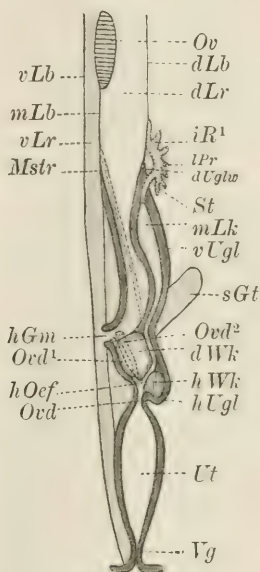


Fig. B.

Fig. A. Medianer Längsschnitt der Uterusglocke des *E. gigas*. Schema der Beziehungen des medianen Längskanals (Ausführungskanals der Protonephridien, *mLk*) zu den Räumen der weiblichen Geschlechtsorgane. Abkürzungen s. allgemeine Bezeichnungen der Tafelerklärung.

Fig. B. Schema der Ausführungskanäle der beiden Protonephridien von *E. gigas* von der dorsalen Seite.

zwei seitliche große Kerne liegen, ungefähr in der Mitte der Gesamtlänge der Uterusglocke (neben *Ugl* Fig. 1 und *K* Fig. 13, Taf. 15). Der hintere, ventrale Glockenmund (*hGm* Textfig. B), der von Zapfen und Auswüchsen der ventralen Glockenwand umgeben ist, öffnet sich in den ventralen Ligamentraum.

b) Die hintere Partie der Uterusglocke (*hUgl* Textfig. A

u. B) kann als deren Hals bezeichnet werden. Ihre dorsale Partie setzt sich nach hinten bis zur Uteruswand fort und besteht aus einer Anzahl großer blasiger Zellen oder Wulstkörper, zwischen denen die Oviducte ihren Anfang nehmen. Man kann 2 vordere, dorsale (*dWk* Fig. 1, Taf. 15 und Textfig. A u. B) und 2 hintere große Wulstkörper (*hWk*), 2 ventrale sog. Lippenzellen (*Lz* Textfig. B) neben den Oviducten und einen aus 2 Zellen bestehenden und nach vorn in den Glockenraum gerichteten Medianstrang erkennen (*Mstr* Fig. 10—12, Taf. 15; Textfig. B). Dieser Strang geht sehr weit nach vorn, endet oberhalb des vordern Glockenrandes und heftet sich an die mittlere Ligamentlamelle an.

c) Seitliche Glockentaschen (*sGt* Fig. 1, Taf. 15; Textfig. A u. B). An beiden Seiten der hintern Glockenpartie befindet sich je eine sehr große hohle Zelle mit deutlich erkennbarem Kern, in deren Raum sich die reifen Eier sammeln.

3. Die Excretionsorgane (*rPr* u. *lPr* Fig. 1 u. 2, Taf. 15; Textfig. A; *lPr* Fig. 1, Taf. 15; Textfig. B). An der vordersten Partie der Uterusglocke ist ein Paar seitlicher, scheibenförmiger Polster oder Flocken angeheftet, die zuerst von ANDRES (1) im Jahre 1878 genauer beschrieben und von KAISER (5, 6) als Nephridien bezeichnet worden sind.

4. Oviduct (*Ovd* Fig. 1, Taf. 15). Die zwei Oviducte (*Ovd*¹, *Ovd*² Textfig. A u. B), deren vordere Öffnungen von den erwähnten Lippenzellen und Wulstkörpern umgeben sind, vereinigen sich auf der Grenze von Uterusglocke und Uterus zu einem unpaarigen Kanal (*Ovd*). Der ganze Oviduct hat also eine Yförmige Gestalt.

5. Der Uterus (*Ut* Fig. 1, Taf. 15; Textfig. A u. B) ist eine große, breite, ovale Blase.

6. Die Vagina (*Vg* Fig. 1, Taf. 15; Textfig. B). Sie besteht aus einem Aggregat kleiner rundlicher Zellen oder sogenannter zelliger Füllkörper und ist mit zwei Sphincteren versehen.

Die als Excretionsorgane bezeichneten Gebilde liegen an beiden Seiten der vordersten Partie der Uterusglocke und erscheinen als ziemlich große, bis ca. 1 mm Länge erreichende lappige Schläuche. Sie sind hohl und bestehen aus folgenden vier Bestandteilen: aus einem Stiel (*St* Fig. 10, Taf. 15; Textfig. A u. B), aus wenigen lappigen Verzweigungen erster Ordnung oder Hauptzweigen (*Vz*¹ Fig. 3, 4, 10—12, Taf. 15; Textfig. A) und aus sehr zahlreichen Verzweigungen zweiter und dritter Ordnung, — den sogenannten Nebenzweigen (*Vz*²) und deren Endzweigen oder End-

erweiterungen (*Ezw* u. *Vz³*). Die Zahl der Hauptstämme erreicht ca. 15, die der Endzweige übersteigt einige Hunderte. Nach KAISER (6) beträgt deren Zahl bei Weibchen mehr als 500—600, während sie bei Männchen viel spärlicher sind, ca. 250—320. Bei den von mir untersuchten Weibchen erreichte ihre Zahl für beide Organe mehr als 400.

Der Stiel geht vom vordersten Rande der dorsalen Glockenwand aus und biegt sich nach vorn um. Seine hintere Partie ist ziemlich schmal und liegt in ihrem ganzen Verlaufe frei in der Leibeshöhle (*St* Fig. 10, Taf. 15; Textfig. A u. B). Die vordere Partie, die sich dorsal von der vordern Glockenwand erstreckt, ist viel breiter und verwächst mit der dorsalen Ligamentlamelle (an Fig. 7—9, Taf. 15 und *lPr*, *rPr* Textfig. A u. B). Schon in der Höhe der mittlern Partie des Stiels gehen von ihm die Hauptstämme ab. Die vordere Partie des Stiels geht ohne scharfe Grenze in die vordern Hauptstämme über.

Die Hauptzweige verbreiten sich nach allen Richtungen. Die meisten gehen nach vorn, dorsal vom vordern Rand der Uterusglocke. Nur wenige sind nach hinten gebogen (*Vz¹* Fig. 4, Taf. 15). Diese hintern und alle seitlichen Hauptzweige liegen frei in der Leibeshöhle. Die vordersten Zweige, die direkten Ausläufer des Stiels, sind ebenfalls mit der dorsalen Ligamentlamelle verwachsen.

Die Hauptzweige verästeln sich stets dichotom- oder trichotomisch in die Nebenzweige (*Vz¹*, *Vz²* Fig. 4 u. 10, Taf. 15). Alle Nebenzweige liegen samt den entsprechenden Endzweigen ganz frei in der Leibeshöhle. Die Endzweige können nicht nur terminal (*Vz³* Fig. 3), sondern auch seitlich an den Nebenzweigen (*Ezw*) in großer Zahl entspringen. Man findet Nebenzweige mit mehr als 12 Endzweigen. Dagegen treten an den Hauptzweigen niemals Endzweige auf.

Die innern Kanäle aller Verzweigungen (innere Kanäle 1., 2. und 3. Ordnung; *iR¹* Fig. 4 u. 10, Taf. 15; Textfig. A u. B; *iR²* Fig. 4 und *iR³* Fig. 4, Taf. 15) vereinigen sich zu einem Excretionskanal oder dem Axialkanal des Stieles (*Exc* Fig. 10, Taf. 15; Textfig. A). In den Endzweigen endigen die innern Kanäle blind. Eine Kommunikation des Excretionsorgans mit der Leibeshöhle fehlt vollständig. Die Wände des Stiels und aller Verzweigungen bestehen aus einer feinkörnigen, stark vacuolisierten Protoplasmaschicht, die im Stiel und in den Hauptzweigen ziemlich dick ist, in den Endzweigen dagegen viel dünner (*Prw* Fig. 5). Dieses

Protoplasma färbt sich an der Oberfläche stets etwas stärker als in den tiefern Schichten, doch kann man nirgends eine besondere Umhüllung oder Cuticularbedeckung der Zweige erkennen. In der Wand jedes Excretionsorgans finden sich 3 sehr große Kerne (K^1 , K^2 Fig. 7; K^3 Fig. 9, Taf. 15). Jedes Organ stellt also ein stark verzweigtes Aggregat dreier miteinander verschmolzener Zellen dar. Zellgrenzen sind nirgends zu sehen. Um jeden Kern ist die Wand des Excretionsorgans ziemlich stark verdickt. Von diesen Kernen liegt einer in der mittlern Partie des Stieles, die beiden übrigen weiter vorn und dicht nebeneinander in der distalen Partie des Organs, wo die Hauptstämme mit dem Ligament verwachsen sind (K^1 , K^2 Fig. 7). Alle Kerne haben deutlich erkennbare Nucleolen.

Die Endzweige (Fig. 5 u. 6; *Ezw* u. *Vz*³ Fig. 3, 4, 7—12, Taf. 15) sind kurze, kolbenförmige oder zylinderförmige Schläuche, deren Länge bei einer mittlern Breite von 30—40 μ ca. 100 μ erreicht. Oft ist ihre hintere Partie etwas schmaler als die vordere, sodaß sie auch als blasige Anhänge der Nebenzämme bezeichnet werden können (Fig. 3). Die seitlichen Wände der Endzweige sind sehr dünn (*Prw* Fig. 5), die vordere, distale Endwand dagegen bedeutend dicker (*Evd*). Von der hintern, konkaven Fläche dieser Wand geht eine breite Wimperflamme in den Raum des Endzweiges hinein (*Fl* Fig. 4 u. 5). Die Flimmerhaare verlaufen parallel, sind sehr lang (bis 50 μ) und stark färbbar. Sehr oft kleben sie zu einer längsgestreiften dreieckigen Masse zusammen. Die Ausgangsstellen der Cilien färben sich stets stärker als das Protoplasma der Zweigwände. Man kann ihre basalen Partien weiterhin im Protoplasma der Endwand in Gestalt einer feinen Längsstreifung unterscheiden (neben *Evd* Fig. 5). KAISER meinte irrtümlicherweise, diese radiäre Streifung weise auf die Anwesenheit feiner „Porenkanälchen“ hin, während solche in Wirklichkeit nicht vorhanden sind. Die Längsstreifung geht nicht durch die ganze Wanddicke, sondern hört in der äußern Schicht der Endwand auf. Die Flimmerhaare sind vor KAISER schon von ANDRES (1) im Jahre 1878 beobachtet worden und ebenso von LEUCKART (7) im Jahre 1899. ANDRES konnte aber ihre wahre Natur nicht erkennen und bezeichnete sie als „Fettstreifen oder Kanälchen (?)“. Die Beobachtungen LEUCKART's wurden von seinem Schüler KAISER bestätigt und fortgesetzt.

Die Flimmerhaare treten nur an den Endzweigen, und zwar nur an ihren Endwänden, auf. Die innern Flächen der Nebenzämme, der Hauptstämme und des Excretionskanals sind glatt oder schwach

gerunzelt, ohne irgendwelche besondere Auskleidung oder Flimmerhaare.

Wie aus dieser Beschreibung hervorgeht, können die beiden Excretionsorgane von *E. gigas* nicht mit wirklichen (offenen) Nephridien, sondern mit den Protonephridien verglichen werden, da die direkte Kommunikation zwischen ihren Hohlräumen und der Leibeshöhle fehlt.

Die beiden Excretionskanäle (*Exc* Fig. 10, Taf. 15; Textfig. A) der Stiele der Protonephridien dringen in die dorsale Wand der Uterusglocke ein, wo sie eine kurze Strecke parallel nach hinten verlaufen (*Exc*¹, *Exc*² Fig. 11, Taf. 15; Textfig. A). Bei *E. gigas* besteht die Wand der Uterusglocke bekanntlich aus einer innern muskulösen Membran, aus einer mittlern, „bindegewebig-schwammigen“ (KAISER), sehr breiten Schicht und aus einer äußern Muskelschicht. Die beiden Excretionskanäle stellen schmale Röhren dar, die in die bindegewebige, mittlere Schicht der Uterusglocke verlaufen. Sie besitzen keine besondere Umhüllung. Nur ihre innere Fläche ist stets stark gerunzelt.

Etwas vor den beiden Kernen der vordern Partie der Uterusglocke vereinigen sie sich miteinander zu einem medianen, unpaaren Längskanal (*mLk* Fig. 13, Taf. 15; Textfig. A u. B), der in der Dorsalwand der Uterusglocke bis zu deren hinterster Partie verläuft. Der vordere Abschnitt dieses Längskanals ist sehr breit; auf den Querschnitten erscheint er breiter als die innere Höhle der Glocke selbst (*Ugl* u. *mLk* Fig. 13, Taf. 15 und *mLk*¹ Textfig. A). Unterhalb der beiden Kerne der vordern Glockenpartie wird der Kanal bedeutend schmaler (*mLk* Textfig. A). Er verläuft weiterhin als ein schmales Lumen zwischen den beiden dorsalen und den hintern Wulstkörpern der hintern Glockenpartie. Der Kanal öffnet sich in die hinterste, unpaarige Partie des Oviducts durch eine kleine Spaltöffnung (*hOef* Textfig. A u. B).

Die von KAISER beschriebenen Excretionsorgane der Männchen von *E. gigas* entsprechen sowohl in ihrem allgemeinen als auch in ihrem feinem Bau vollständig denen des Weibchens. Die Excretionskanäle öffnen sich hier in dem Ductus ejaculatorius.

KAISER erklärt die Abwesenheit der Protonephridien bei den übrigen *Echinorhynchus*-Arten durch das Vorhandensein einer direkten Kommunikation zwischen der innern Höhle der Uterusglocke und der Leibeshöhle. Die Excretionsstoffe können hier direkt nach außen ausgestoßen werden. Bei *E. gigas* fehlt eine solche Kommunikation,

und darum treten besondere Excretionsorgane in Gestalt eines Paares von Protonephridien auf. Daß diese eine Neubildung darstellen und mit den ähnlichen Gebilden der andern Tiergruppen nicht vergleichbar sind, ist meiner Ansicht nach höchst unwahrscheinlich. Diese Gebilde müssen als ein für die Aufklärung der phylogenetischen Beziehungen der Echinorhynchen sehr wichtiges Rudimentärorgan betrachtet werden.

Wollen wir ähnliche Gebilde bei andern Tieren suchen, so finden wir etwas Analoges nur bei den Priapuliden. Der allgemeine Bau der Protonephridien der Platoden und der Nemertinen ist wesentlich anders als bei den Echinorhynchen. Dazu kommt noch die Abwesenheit einer Leibeshöhle, sodaß die Protonephridien in Körperparenchym eingeschlossen sind. Die Verwandtschaft zwischen den Platoden und den Echinorhynchen, die CHOŁODKOWSKY (2) vermutete, kann keine nahe sein.

Die von SCHAUMSLAND (9) genauer untersuchten Excretionsorgane der Priapuliden bestehen aus einem Paar stark verzweigter hohler Gebilde, an denen ein Stiel und Verzweigungen 1., 2. und 3. Ordnung erkennbar sind. Die zahlreichen kleinen Endzweige sind innen mit je einem (?) langen Flimmerhaar besetzt. Trotz der Anwesenheit von Peritonealepithel in der Leibeshöhle der Priapuliden kommuniziert die Höhle der Excretionsorgane nicht mit der Leibeshöhle (Cölon). Jedes Organ stellt eine (?) stark verzweigte Zelle dar, das in das vordere Ende eines nahe dem After sich öffnenden Endschlauchs mündet. An die vordere Spitze dieser beiden Schläuche, dicht neben dem Stiel des Excretionsorgans, heften sich die beiden Gonaden an. Bei dem reifen Tiere werden die Geschlechtsprodukte durch diese Schläuche nach außen entleert.

Hier haben wir also eine sehr große Übereinstimmung mit den Excretionsorganen von *Echinorhynchus gigas* wie in ihrer äußern Form so auch in ihrer Lage und ihren Beziehungen zu den Genitalorganen. Es ist möglich, daß die Leibeshöhle der Echinorhynchen als Cölon bezeichnet und der Rüssel der Priapuliden und sein Hautkanalsystem mit dem der Echinorhynchen verglichen werden kann, doch läßt sich ein weiterer Vergleich zwischen beiden Gruppen nicht durchführen, solange wir die Entwicklungsgeschichte der Priapuliden nicht kennen.

Eine zweifellose Verwandtschaft, wenngleich vielleicht etwas entfernter, als man bis jetzt glaubte, existiert zwischen den Echino-

rhynchen und den Nematoden, was durch alle neuern Untersuchungen über den Bau der Echinorhynchen bestätigt wird [SÄFFTIGEN (8), KAISER (6), HAMANN (3)]. Die Anwesenheit bewimperter Excretionsorgane bei den Echinorhynchen kann ein Licht auf den bis jetzt noch nicht genügend aufgeklärten Ursprung der Nematoden werfen. Sie zeigt, daß die früher allgemein angenommene Anschauung über die völlige Abwesenheit der Cilien im Organismus der Nemathelminthen an allen Organen und in allen Stadien der Entwicklung nicht ganz richtig ist. Die Nematoden können von Formen abgeleitet werden, an deren Organen Flimmerhaare vorhanden sind.

HATSCHKE (4) sprach zuerst die Meinung aus, daß die Echinorhynchen von viel kleinern Tieren abstammen und daß ihre relative Größe nur vermöge ihrer parasitischen Lebensweise erworben worden sei. Wegen des Parasitismus verlieren sie auch ihren Darumkanal und erhalten statt dessen das eigentümliche Hautkanalsystem nebst Lemniskcn. Die Echinorhynchen können als eine stark durch Parasitismus degenerierte Tiergruppe beobachtet werden, deren Ahnen denen der Nematoden sehr nahe gestanden haben.

Eine Ähnlichkeit im äußern Bau der Echinorhynchen mit den Echinoderiden und den *Gordius*-Larven ist so auffallend, daß sie kaum als zufällig betrachtet werden darf. Da die Echinoderiden auch bewimperte Excretionsorgane besitzen, kann dieser Vergleich noch weiter durchgeführt werden. Sie besitzen drei Paare hohler mit Flimmerhaaren versehener Zellen, von denen das hintere Paar dicht neben den Genitalorganen liegt.¹⁾

SCHIMKEWITSCH (10) vereinigt die Sipunculiden und die Priapuliden zu einer Klasse mit den Gordiaceen. Vielleicht lassen sich dadurch gewisse Ähnlichkeitsmerkmale zwischen den Priapuliden und den Echinorhynchen erklären.

Die Echinoderiden stehen bekanntlich in naher Verwandtschaft mit den Gastrotrichen und durch diese mit den Rotatorien. Die letztern müssen, wie dies schon BÜTSCHLI 1876 hervorgehoben hat²⁾, meiner Ansicht nach als Ausgangsgruppe aller erwähnten Klassen (Gastrotricha, Echinoderidae, Gordiacea, Acanthocephali) sowie der echten Nematoden betrachtet werden.

1) SCHEPOTIEFF, Die Echinoderiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 88, 1907.

2) O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über die freilebenden Nematoden und die Gattung Chaetonotus, ibid., Vol. 26, 1876.

Literaturverzeichnis.

1. ANDRES, A., Ueber den weiblichen Geschlechtsapparat des Echinorhynchus gigas, in: Morphol. Jahrb., Vol. 4, 1878.
 2. CHOLODKOWSKY, W., Ueber die Stellung der Echinorhynchen im zoologischen System, in: Arb. naturf. Ges. St. Petersburg, 1902 (russisch).
 3. HAMANN, O., Die Nematelminthen. 1. Heft. Monographie der Acanthocephalen, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 25, 1891.
 4. HATSCHKE, B., Lehrbuch der Zoologie, Jena 1888—1892.
 5. KAISER, J., Die Nephridien der Acanthocephalen, in: Ctrbl. Bakteriolog., Vol. 11, 1892.
 6. —, Die Acanthocephalen, in: Bibl. zool., Heft 7, 1893.
 7. LEUCKART, R., Zoologische Wandtafel, No. 100.
 8. SÄFFTIGEN, A., Zur Organisation der Echinorhynchen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 10, 1884.
 9. SCHAUINSLAND, H., Die Excretions- und Geschlechtsorgane der Priapuliden, in: Zool. Anz., Jg. 9, 1886.
 10. SCHIMKEWITSCH, W., Ueber die Entwicklung von Telyphonus caudatus (L.), verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81, 1906.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>dLb</i> dorsales Ligamentblatt	<i>mLb</i> mittleres Ligamentblatt
<i>dLr</i> dorsaler Ligamentraum	<i>mLk</i> medianer Längskanal
<i>dUglw</i> dorsale Wand der Uterusglocke	<i>Mstr</i> Medianstrang der Uterusglocke
<i>dWk</i> großer dorsaler Wulstkörper	<i>Ov</i> Ovarium
<i>Ewd</i> Endwand	<i>Ovd</i> hintere unpaare Partie des Oviducts
<i>Exc</i> Excretionskanal	<i>Ovd</i> ¹ , <i>Ovd</i> ² vordere doppelte Partie des Oviducts
<i>Exw</i> Endzweige	<i>Prw</i> Wand des Protonephridiums
<i>Fl</i> Flimmerhaare	<i>RM</i> Ringmuskulatur der Körperwand
<i>Gp</i> Genitalporus	<i>rPr</i> rechtes Protonephridium
<i>hGm</i> hinterer ventraler Glockenmund	<i>sGt</i> seitliche Glockentasche
<i>hOef</i> hintere Öffnung des Längskanals	<i>St</i> Stiel
<i>hUgl</i> hintere Partie der Uterusglocke	<i>Ugl</i> Uterusglocke
<i>hWk</i> großer hinterer Wulstkörper	<i>Ut</i> Uterus
<i>iK</i> ¹ , <i>iK</i> ² , <i>iK</i> ³ innere Kanäle der Haupt- und Nebenzweige und der Endzweige	<i>Vg</i> Vagina
<i>K</i> Kern	<i>vLb</i> ventrales Ligamentblatt
<i>Lh</i> Leibeshöhle	<i>vLr</i> ventraler Ligamentraum
<i>Lig</i> Ligament	<i>vUgl</i> vordere Partie der Uterusglocke
<i>LM</i> Längsmuskulatur der Körperwand	<i>Vz</i> ¹ Hauptzweige der Protonephridien
<i>lPr</i> linkes Protonephridium	<i>Vz</i> ² Nebenzweige der Protonephridien
<i>Lz</i> Lippenzellen	<i>Vz</i> ³ Endzweige (auch <i>Exw</i>)

Tafel 15.

Fig. 1. Gesamtansicht des weiblichen Geschlechtsapparats des *Echinorhynchus gigas* von der Dorsalseite. 55 : 1.

Fig. 2. Seitenansicht der vordern Partie der Uterusglocke mit dem rechten Protonephridium. 55 : 1.

Fig. 3. Totalansicht einiger Verzweigungen des Protonephridiums. 705 : 1.

Fig. 4. Längsschnitt durch einen Hauptzweig des Protonephridiums. 525 : 1.

Fig. 5. Längsschnitt durch einen Endzweig. 580 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die mittlere Partie eines Endzweiges. 580 : 1.

Fig. 7—11 stellen eine Serie von Querschnitten dar durch die Protonephridien und die vordere Partie der Uterusglocke. Die Geschlechtsorgane sind aus der Leibeshöhle herauspräpariert. Die Schnitte gehen etwas schief, sodaß nur das eine Protonephridium in seiner gesamten Breite getroffen ist. 305 : 1.

Fig. 7. Schnitt durch die vorderste Partie des Protonephridiums in der Höhe der beiden vordern Kerne.

Fig. 8. Schnitt oberhalb der Uterusglocke.

Fig. 9. Schnitt in der Höhe der vordersten Partie der Uterusglocke.

Fig. 10. Schnitt in der Höhe des Stiels des Protonephridiums.

Fig. 11. Schnitt in der Höhe der hintern Partie der Protonephridien oberhalb der Verbindungsstellen der beiden Excretionskanäle.

Fig. 12. Stück eines Querschnittes durch die hintere Partie des Tieres in der Höhe der vordern Teile der Protonephridien. 275 : 1.

Fig. 13. Schnitt durch den mittlern Teil der Uterusglocke in der Höhe der vordern Partie des medianen dorsalen Längskanals. 305 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Anatomie von *Spirorbis borealis* mit besonderer Berücksichtigung der Unregelmäßigkeiten des Körperbaues und deren Ursachen.

Von

J. F. zur Loye.

(Aus dem Zoologischen Institut in Greifswald.)

Mit Tafel 16–18 und 2 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Vorwort.
Einleitung.

I. Teil.

Vorkommen, Schale und Lebensweise der Spirorben.

II. Teil.

Makroskopische und mikroskopische Anatomie.

1. Allgemeine Körperform.
2. Die Körperhaut.
3. Die Kopfanhänge und die Organe der Ernährung.
4. Die Muskulatur.
5. Die Borsten und Parapodien.
6. Die Excretionsorgane.
7. Das Gefäßsystem.
8. Die Respirationsorgane.
9. Das Nervensystem.
10. Die Geschlechtsorgane.
11. Die Fortpflanzung.

III. Teil.

Die Unregelmäßigkeiten des Körperbaues.

Die Drehung und die Verlagerung.

Die durch die Aufrollung bedingte ungleiche Länge der äußern und innern Organe.

Die übrigen Asymmetrieverhältnisse.

1. Die Asymmetrie der allgemeinen Körperform.
2. Die Asymmetrie der Körperhaut.
3. Die Asymmetrie der Organe der Ernährung.
4. Die Asymmetrie der Muskulatur.
5. Die Asymmetrie der Borsten und Parapodien.
6. Die Asymmetrie des Excretionssystems.
7. Die Asymmetrie des Blutgefäßsystems, der Leibeshöhle und der Geschlechtsorgane.
8. Die Asymmetrie des Nervensystems.

IV. Teil.

Die Ursachen der Unregelmäßigkeiten des Körperbaues.

Technisches.

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit, deren Thema mir von Herrn Geheimrat Prof. Dr. EHLERS in Göttingen zur Bearbeitung empfohlen worden ist, wurde begonnen gelegentlich eines mehrwöchentlichen Aufenthalts an der Königlichen Biologischen Anstalt zu Helgoland im Sommer 1905.

Es war anfangs meine Absicht, nur die Asymmetrieverhältnisse von Spirorben mit flacher und getürmter Schale zu studieren. Da aber einerseits wegen der geringen Größe der Tiere die technischen Schwierigkeiten der Untersuchung sehr groß waren und sich andererseits in der Literatur nur wenige und zum Teil unrichtige Bemerkungen über den Körperbau der Spirorben vorfanden, so habe ich mich darauf beschränkt, die Anatomie von *Spirorbis borealis*, diese aber in allen Teilen zu behandeln. Jetzt, nach Abschluß der Arbeit, glaube ich hierzu um so mehr berechtigt gewesen zu sein, als ich mich an Totalpräparaten von einigen andern auch etwas getürmten Arten, die mir gelegentlich in die Hände kamen, überzeugt habe, daß die Unterschiede der verschiedenen Species sehr unwesentlich und besonders auch bezüglich der Unregelmäßigkeiten des Körperbaues nur quantitativer Art sind.

Es sei mir noch gestattet, an dieser Stelle den Herren Geheimrat Prof. Dr. EHLERS in Göttingen und Prof. Dr. MÜLLER in Greifswald meinen wärmsten Dank zu sagen für die Ratschläge und Unterweisungen während der Arbeit. Dem Herrn Direktor Prof. Dr. HEINKE und Herrn Prof. Dr. HARTLAUB in Helgoland schulde ich meinen Dank für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes und die wiederholte Beschaffung frischen Materials.

Einleitung.

Die Unregelmäßigkeiten im Körperbau der Tiere sind in neuerer Zeit zum Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gemacht worden. Besonders die Asymmetrie und Drehung der Mollusken hat das Interesse vieler Forscher erregt. Trotzdem nun die Gehäuse der Spirorben denen der spiralig gewundenen Schnecken außerordentlich ähneln, sind die eigentümlichen Organisationsverhältnisse dieser Serpuliden fast gar nicht beachtet worden. Ich habe nur in den folgenden Arbeiten einige kurze Notizen darüber finden können.

PAGENSTECHER (38)¹⁾, AGASSIZ (1) und FEWKES (21) schildern die Entwicklung und Brutpflege von *Spirorbis spirillum* und *Spirorbis borealis*. CAULLERY u. MESNIL (8 und 9) behandeln besonders die äußern Körperverhältnisse, soweit sie für die Systematik in Betracht kommen. Außerdem führen sie schon an, daß die Muskulatur, die Borstenzahl, die Kopfanhänge und die Anzahl der Segmente auf den beiden Körperseiten nicht gleich und daß der Darm und die Ovarien verlagert sind. Auf die nähern Verhältnisse gehen die genannten Autoren indessen nicht ein.

MARY A. SCHIVELY (41) hat die Entwicklung und Anatomie von *Spirorbis borealis* untersucht. Sie bringt jedoch wenig Neues, und ihre Angaben scheinen mir nicht alle richtig zu sein.

Viel eingehender als die Spirorben sind die andern Gattungen der Serpuliden behandelt worden, besonders solche Arten, die einer makroskopischen Präparation zugänglich sind. Hier ist vor allem die umfangreiche Arbeit von CLAPARÈDE (13) zu erwähnen.

Eine zusammenfassende kritische Bearbeitung der Ergebnisse bis 1887 und viele neue Resultate auch über die Anatomie und Entwicklung der erranten Formen gibt E. MEYER (32) in seinen Studien über den Körperbau der Anneliden.

1) Die Zahlen hinter den Autorennamen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis.

In neuerer Zeit hat A. SOULIER (44) eine sehr ausführliche Arbeit über die Histologie der Körperhaut sowie über die Lebensweise und den Schalenbau der Serpuliden veröffentlicht.

Außer in diesen Publikationen habe ich nur noch in systematischen Werken Notizen über den Körperbau der Spirorben gefunden. Diese genügen jedoch kaum, um die Species einwandfrei zu bestimmen. Zur Unterscheidung der einzelnen Arten werden von den ältern Autoren besonders Kiemenzahl, Schalenform, Windungsrichtung und Borstenform benutzt; da nun aber die Kiemenzahl und Schalenform sehr wechseln und die Borsten meist nicht oder nur schlecht abgebildet werden, so reichen die Angaben nicht aus, um nahe verwandte Arten voneinander zu unterscheiden. Die Körperform der von mir untersuchten Tiere stimmt mit den Beschreibungen, die von *Spirorbis borealis* (DAUDIN) und *Spirorbis affinis* (LEVINSEN) gegeben werden, am besten überein.

Spirorbis borealis beschreibt MORCH (35, p. 429) folgendermaßen: *T. substantia cretacea. T. late umbilicata, anfractus semiteretes, rugis incrementi obsoletis irregularibus. Hab. in mari germanico et baltico, in Fuco vesiculoso adhaerens, ad Tranæ ostium* (PALLAS).

Er fügt dann noch hinzu:

Denne Art findes især paa Blæretangen men ogsaa paa Skaller og Stene ved Englands og Skandnaviens Kyster. Afbildningerne af Dyret hos MÜLLER, PALLAS og CHENU afvige indbyrdes meget betydeligt. Det er dog fortiden vanskeligt at afjøre hvorvidt Forskjellen blot beroer paa en mangelfuld Opfattelse af Dyret eller om der virkelig findes flere Arter, hvis Skaller ere eens saaledes som det er Tilfældet i mange af de foregaaende Slægter.

LEVINSEN (29, p. 206) sagt Folgendes:

$$A:T = 1:3-3\frac{1}{2}, U:T = 1:2-3\frac{1}{2}$$

Testa plerumque plus minusve regulariter contorta, anfractus c. 3 visibilibus, interdum tamen anfractus ultimus ceteros tegit, quo modo umbilicus profundus formatur.

Animal: Branchiae 8; setae dorsales segmenti collaris sub parte terminali dilatatione triangulari, dentibus 4 majoribus et 2 minoribus, omnibus sulcis sepositis, instructa. In segmento tertio praeter setas communes limbatas setae alius formae inveniuntur, parte terminali sub-

1) Litterae A:T et U:T cum numeris sequentibus proportionibus inter diametra aperturae, umbilici et testae significant.

falciformi, lata, tenui, subtiliter striata, margine profunde et acute dendato.

Diametrus testae 3—4 mm. In fuco vesicoloso vulgaris, rarius in Testaceis (Mytilus, Littorina).

Für die von LEVINSSEN (29, p. 207) aufgestellte Art *Spirorbis affinis* werden folgende Kennzeichen angegeben:

$$A:T = 1:2\frac{1}{2}-2\frac{2}{3}.$$

Testa non carinata, anfractu plerumque singulo vel singulo et dimidio visibili. Pars ultima anfractus ultimi saepe aliquanto porrecta.

Diametrus testae 2—4 mm. In Pectine islandico e Groenlandia et Islandia.

Sine investigatione accurata hac forma cum Sp. boreali facile confundi potest.

Ich glaube, daß *Spirorbis borealis*, *Spirorbis affinis* und die von mir untersuchte Art identisch sind, trotzdem ich die von MÖRCH angegebene Kiemenzahl 8 nur bei jungen Exemplaren gefunden habe. Die von LEVINSSEN für *Spirorbis affinis* beschriebene Schalenform und auch alle möglichen Übergänge fanden sich sehr oft bei meinem Arbeitsmaterial, besonders wenn viele Gehäuse auf einen kleinen Raum zusammengedrängt waren. Die Resultate meiner Untersuchungen über die Anatomie der Spirorben stimmen, abgesehen von den durch die Asymmetrie und Drehung bedingten Verhältnissen, im allgemeinen mit den Angaben überein, die MEYER und SOULIER über den Körperbau anderer Serpuliden machen. Wo wesentliche Unterschiede vorhanden sind, ist dies an der betreffenden Stelle angegeben. Um die Ergebnisse der Untersuchungen über die Unregelmäßigkeiten des Körperbaues nicht auseinander zu reißen, habe ich die Beschreibung der Drehung und Asymmetrieverhältnisse nicht mit in der allgemeinen Anatomie behandelt, sondern in einem besonderen Abschnitte zusammengefaßt.

I. Teil.

Vorkommen, Schale und Lebensweise bei Spirorben.

Die zu den polychäten Anneliden gehörenden Spirorben finden sich sehr verbreitet in allen Meeren. Wo sie vorkommen, trifft man sie meist in größerer Menge beisammen. Die bisher bekannten Formen sind ziemlich klein und wohnen in selbst gebauten, stets spiralig gewundenen Röhren auf allen möglichen Unterlagen wie

Holz, Steinen, Seepflanzen u. dgl. Viele Arten, wie auch die hier untersuchte (*Spirorbis borealis*), leben dicht unter dem Meeresspiegel, andere kommen auch in großen Tiefen vor.

Die Schale der Tiere ist entweder kalkig oder chitinig-durchsichtig und zeigt häufig Einlagerungen von Fremdkörpern. Bei *Spirorbis borealis* besteht das Gehäuse (Taf. 18, Fig. 27) aus mehreren homogen erscheinenden innern Häuten mit eingelagerten Kernen und einer außen darauf sitzenden Kalkschicht, in der die Zuwachsstreifen (Taf. 18, Fig. 27 *St*) deutlich erkennbar sind. Mehrfach war der Raum zwischen den Häuten von Diatomeen erfüllt. Auch im Kalk fanden sich oft Diatomeen, Algen und andere Fremdkörper eingebettet. Es fragt sich, woher diese Einschlüsse kommen? Vielleicht passieren sie zunächst den Darm des Tieres und werden dann auf dem Wege vom After bis in den Kiementrichter (den sie mit Hilfe der später näher zu besprechenden Wimperbekleidung des Körpers durchlaufen) gelegentlich des Rückzuges des Wurmes in die Wohnröhre an die schleimige Schalenwandung gedrückt und eingeklebt. Bei näherer Untersuchung ergibt sich allerdings, daß viele von den eingebauten Pflanzen nicht oder nur zum Teil verdaut sind. Es ist demnach die Möglichkeit nicht ganz von der Hand zu weisen, daß die Diatomeen einfach in die Schale hineintreiben, während das Tier nach vorn gekrochen ist, und sich dann an der Innenfläche der Röhre festlegen. Da sich aber andererseits auch in den aus dem After entleerten Kotballen oft unverdaute Pflanzenteile vorfinden und die Diatomeen überdies zwischen den Häuten in so großen Massen auftreten, halte ich den zuerst beschriebenen Einbettungsmodus für den wahrscheinlicheren. Die im Kalk eingelagerten Fremdkörper können nach meiner Ansicht nur vorn bei der Verlängerung der Röhre eingebaut werden.

Die Gehäuse der Spirorben sind als Flächen- oder Raumspiralen aufgerollt. Die einzelnen Windungen können einander berühren oder auch durch Zwischenräume voneinander getrennt sein. Einige Formen, wie z. B. *Spirorbis spirillum*, winden sich oft schraubenförmig um Algenfäden. Daß übrigens die geschlossen gewundenen Arten nicht immer nur ihre eigne Wohnröhre als Baugrund benutzen, zeigt die Tatsache, daß sich diese Schalen vielfach um andere Gehäuse oder Unebenheiten der Unterlage winden. Mitunter beobachtet man auch, daß sich zwei Schalen zusammen aufrollen in der Art, wie Fig. 16, Taf. 16 es zeigt. Dieses Gebilde muß entstehen, wenn sich zwei Larven in derselben Körperichtung

nebeneinander festsetzen. Das Vorhandensein von zwei Tieren in einer Wohnröhre habe ich nie konstatieren können.

Die Schalen der Spirorben sind meistens nicht glatt, sondern mit Quer- und Längsstreifen versehen. Die erstern entstehen durch die periodische Verlängerung des Gehäuses. Die Längsstreifung dagegen scheint daher zu rühren, daß die Ablagerung des Baustoffes an den drüsenreichen Teilen des Körpers eine ausgiebigere ist als an den andern Stellen. Bei *Spirorbis borealis* tritt die Querstreifung wenig hervor, und die Längsstreifung fehlt meist ganz. Ob die Wohnröhren anfänglich an beiden Enden offen sind, habe ich nicht feststellen können. Selbst bei jungen Tieren fand ich die hintere Öffnung schon durch die zweite Windung verklebt.

Nach der Art der Drehung unterscheidet man rechts und links gewundene Gehäuse. Abweichend von der sonst üblichen Bezeichnungsweise bedeutet „rechts gewunden“ eine Drehung der wachsenden Schale im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers, wobei angenommen ist, daß man die der Unterlage abgewandte Seite der Röhre betrachtet. Die Drehungsrichtung scheint im Gegensatz zu den Mollusken bei einer und derselben Art vollkommen konstant zu sein. Die Schalen von *Spirorbis borealis* waren ausnahmslos links gewunden.

Lebensweise.

Die Spirorben halten sich den größten Teil des Tages in ihrem Gehäuse auf und scheinen nur hervorzukommen, um die Röhre zu vergrößern oder um Nahrung aufzunehmen. Das Herauskriechen aus der Schale geht ziemlich langsam vor sich, und die Tiere kommen kaum bis zum Ende des Kragens hervor. Die geringste Erschütterung des Arbeitstisches oder eine Verunreinigung des Seewassers schreckt sie sehr schnell in die Röhren zurück. Gleich nach dem Hervorkriechen werden die Tentakel auseinandergerollt und der Kragen entfaltet. Die feinen Cilien der Kiemen erzeugen einen Strudel, der die im Wasser enthaltenen Partikelchen, Pflanzen und Tiere heranzieht und in den Rinnen zwischen den Seitenästen der Kiemenfäden ziemlich rasch zur Mundöffnung leitet. Hier werden sie jedoch nicht gleich verschluckt, sondern von den in verschiedenen Richtungen schlagenden Flimmerhaaren der Palpen und Kopflappen zusammengeballt. Bisweilen hat es den Anschein, als ob die sich einwärts krümmenden Tentakel die Nahrung noch zusammendrücken wollten. Der Ballen wird vergrößert durch die in die Schale

eingedrungenen anorganischen Fremdkörper, Infusorien und Pflanzen, die von der dorsalen Flimmerrinne (Taf. 16, Fig. 12 *Fl. Ri*) in den Kiementrichter befördert werden. Von einem dauernden Schleimstrom, wie ihn SOULIER (44, p. 74) für die größern Serpuliden beschreibt, habe ich gar nichts bemerken können, auch nicht bei Tieren, die aus der Schale herauspräpariert waren und bei denen nach SOULIER die Schleimsecretion besonders ausgiebig sein soll. Trotzdem wird es wohl auch für die Spirorben zutreffen, daß sich dann und wann in den von der Flimmerrinne nach außen beförderten Massen Schleim befindet. Dafür, daß dies nicht immer der Fall ist, spricht auch die Tatsache, daß die Partikelchen in der Rinne meist eine ziemlich große Beweglichkeit zeigen und lange nicht immer vor der Mundöffnung aufgeballt, sondern oft genug mit ziemlicher Geschwindigkeit durch den ganzen Kiementrichter ins Freie befördert werden. Da dieses Auswerfen der Kotmassen ziemlich kurz nach dem Herauskriechen geschieht und die Kiemen sich oft einkrümmen, wenn der Wurm schon eine längere Zeit aus der Schale herausgesehen und größere Nahrungsmengen gesammelt hat, so ist es wahrscheinlich, daß die Tiere zunächst den Kot frei herausbefördern und dann erst neue Nahrung aufnehmen. Für die Drehung der Ballen braucht man sich übrigens nicht eine so komplizierte Erklärung zu suchen, wie SOULIER sie (44, p. 143) gibt. Da die Kiemen ja allseitig einen Strom nach dem Munde hin erzeugen, so muß der Ballen unbedingt rotieren, wenn er nicht genau im Zentrum des Trichters liegt. Würden an der Peripherie des Knäuels die Cilien alle in einer Richtung schlagen, so würde es sich wohl schneller drehen, als es tatsächlich der Fall ist. Ich finde, es hat bei den Spirorben immer den Anschein, als ob sich der Nahrungsballen ganz zufällig bald nach dieser, bald nach jener Richtung drehte. Daß beim plötzlichen Rückzug des Tieres wenigstens ein Teil des Ballens durch den entstehenden Wasserstrom mit fortgerissen wird, habe ich auch des öfters bemerken können. Da ich aber, wie oben beschrieben, gesehen habe, daß es den Würmern auch sonst möglich ist, den Kot nach außen zu befördern, so kann ich der Theorie SOULIERS, wonach der Rückzug für das Tier die einzige Möglichkeit ist, sich der überflüssigen Nahrungs- und Kotmassen zu entledigen, in bezug auf die Spirorben nicht unbedingt zustimmen.

Das Zurückgehen des Wurmes in die Schale geht im Gegensatz zu dem Hervorkriechen außerordentlich schnell vor sich. Daß diese Bewegung mit Hilfe der Parapodien ausgeführt wird [SOULIER

(44), p. 11], halte ich für durchaus falsch. Die Parapodien können niemals eine so gleichmäßige und blitzschnelle Bewegung hervorbringen, diese wird vielmehr durch die Längsmuskeln vollführt. Auch bei dem zwar langsamen, aber durchaus gleichmäßigen Hervorkriechen sind die Parapodien nach meiner Ansicht so gut wie gar nicht beteiligt. Hier vermittelt offenbar die Kontraktion der Ringmuskulatur die Verlängerung des Tieres. Dies sieht man sehr gut an einem von seiner Schale befreiten Exemplar. Das Tier bewegt sich dann so, als ob es sich in seine Röhre zurückziehen wollte.

Ein freiwilliges Verlassen der Schale zwecks eines Neubaus derselben scheint bei den Spirorben, wie bei den meisten andern Serpuliden, nicht vorzukommen. Ich habe auch trotz zahlreicher Versuche nicht nachweisen können, daß eine Ausbesserung der von mir an verschiedenen Punkten verletzten Wohnröhre vorgenommen wird. Statt dessen habe ich mehrfach gesehen, daß an Stelle der natürlichen vordern Öffnung eine von diesen neuen künstlich gemachten von dem Tiere benutzt wurde. Leider habe ich nie beobachten können, ob das Gehäuse nun an dieser Stelle weiter gebaut wird. Vielleicht sind die Würmer daran gehindert, weil sie durch die entstandene Schalenverkürzung zu weit aus der Öffnung heraussehen und die Kalkdrüsen (Taf. 16, Fig. 1 *Bsch*) nicht richtig benutzen können. Es würde dies gut übereinstimmen mit der Ansicht, daß die Verlängerung der Röhren in den spätern Altersstadien nur mit Hilfe der genannten Drüsen stattfinden kann.

Wenn man die Spirorben längere Zeit in schlechtem Wasser (z. B. solchem, welches durch die faulenden Pflanzenmassen, die den Schalen als Unterlage dienen, verdorben ist) liegen läßt, verlassen die Würmer oft spontan ihr Gehäuse. Das Herauskriechen geht äußerst langsam vor sich, zuletzt fallen die Tiere mehr heraus, als sie aktiv kriechen. Solche frei im Wasser liegende Exemplare zeigen außer den schon beschriebenen Bewegungen nur ein trüges Wälzen, was durch das Einziehen und Ausstrecken der abdominalen Parapodien herbeigeführt wird. Von Schwimmbewegungen habe ich nichts bemerken können. Die Behauptung mehrerer Autoren, daß die Serpuliden nach dem Verlassen der Schale in sehr kurzer Zeit zugrunde gehen, trifft mindestens für die Spirorben nicht zu. Ich habe die Tiere sogar in sehr stark mit Methylenblau versetztem Wasser, in welches ich sie zwecks Vitalfärbung gebracht hatte, über 8 Tage lebend erhalten können.

II. Teil.

Makroskopische und mikroskopische Anatomie.

1. Allgemeine Körperform.

Die Schale eines ausgewachsenen Exemplars von *Spirorbis borealis* hat 2—4 Windungen, von denen aber meist nur die beiden letzten gut sichtbar sind. Das ganze Gehäuse mißt im Durchmesser ca. 3 mm. Da ein in der Röhre fixiertes Tier ungefähr $\frac{2}{4}$ — $\frac{5}{4}$ Windungen einnimmt, so beträgt die Länge des ausgewachsenen Wurmes etwa 5—10 mm.

Am Körper der Spirorben kann man 4 Abschnitte unterscheiden: 1. den Kopfteil mit den Kiemen, den Palpen und dem Operculum, 2. den gegliederten Thorax, 3. die ungegliederte borstenlose Region, 4. das gegliederte Abdomen.

Die Anzahl der Kiemen ist, wie bei allen Serpuliden, je nach dem Alter verschieden. Bei jungen Tieren fand ich 5, bei ausgewachsenen nie mehr als 9. Hierzu kommen stets noch 1 Operculum und 2 kurze Palpen (Taf. 16, Fig. 12 *Pal*), die an der Dorsalseite dem innern Rande der Mundöffnung aufsitzen. Die Kopfanhänge sind etwa $\frac{1}{5}$ so lang wie der ganze Körper. An jedem Kiemenfaden befinden sich beim ausgewachsenen Wurm 2 Reihen von je 12—16 Nebenfäden. Am Ende laufen die Kiemen unpaar aus. Jede Kieme und Palpe und auch die ganze Mundöffnung ist mit Flimmerhaaren besetzt.

Der Thorax wird umgeben von einem außerordentlich stark entwickelten Kragen, der sich als große, einheitliche Ausstülpung der Körperhaut darstellt. Die freien Ränder liegen an der Dorsalseite übereinander. Nach vorn ragen sie etwas über die Kopfklappen hinaus, und hinten bedecken sie noch einen Teil der borstenlosen Region. Der Thorax ist aus 3 Segmenten verschmolzen. Dementsprechend besitzt er 3 Paar Parapodien mit Haarborsten. Hinter dem 2. und 3. Paare finden sich je 1 Paar Hakenwülste. Die Haarborsten können mit samt den Parapodien ganz und gar eingezogen werden. Außer den Borsten trägt der Thorax noch zwei in der Höhe des 1. Parapodienpaares gelegene und mitunter durch die Excretmassen grau gefärbte, ventrale Bauchschilde. An den hintern dorsalen Rändern des Kragens findet sich 1 Paar länglicher Anhäufungen von Drüsenzellen, die am lebenden Tiere durch die weißgraue, gekörnte Oberfläche auffallen. Im Innern des Thorax (Taf. 18, Fig. 23) erkennt

man leicht das grüne Schlundringgefäß mit seinen Verzweigungen und die gelblich-grüne thoracale Niere (*Ne*). Die Wimperung dieses letzten Organs, besonders die des Trichters, ist selten gut zu erkennen. Man sieht daher auch den medianen Ausführungsgang nur, wenn sich gerade Excretmassen darin befinden. Die auf einer kleinen, dicht mit Flimmern besetzten Papille gelegene äußere Öffnung der Nephridie ist dagegen leicht aufzufinden.

An den Thorax schließt sich analwärts zunächst eine borstenlose Region an, die bisweilen so lang wie der ganze Thorax ist. Der Querschnitt dieses Körperteils ist fast kreisrund, nur am hintern Abschnitt zeigt sich eine kleine Hautfalte (Taf. 16. Fig. 1 *Fl. Ri*), die sich weiterhin zu der dorsalen Flimmerrinne erweitert.

Am Abdomen habe ich bei ausgewachsenen Tieren 30—40 Segmente gezählt, davon sind die beiden ersten das ganze Jahr hindurch mit mehr oder weniger entwickelten Eiern, die hintern stets mit Sperma erfüllt. Die Segmente sind dorsiventral abgeplattet und an der Rückenseite durch die ziemlich tiefe Wimperrinne eingekerbt. Wie am Thorax liegen die Haarborstenparapodien dorsal, die Hakenwülste ventral. Die abdominalen Nephridien sind äußerst schwer sichtbar zu machen. Verhältnismäßig am leichtesten findet man noch die bewimperte Öffnung, die an der ventralen Basis der Haarborstenparodien liegt. Schleifenkanäle und Trichter sind nur zu sehen, wenn es gelingt ein Tier zu finden, welches seine Samenmassen ziemlich vollständig entleert hat. Die Kanäle sind außerdem zum größten Teil verdeckt durch leuchtend rot gefärbte Pigmentzellen. Das letzte Segment des Abdomens ist von drüsiger Beschaffenheit und trägt keine Borsten.

Am lebenden Tiere erkennt man ferner noch leicht die Afteröffnung und den dicht mit Cilien besetzten Darmkanal. Der Magen ist außer durch die Flimmerung noch durch die kräftige braunblaue Farbe kenntlich. Vom Nervensystem und der Munddrüse habe ich am lebenden Tiere wie an Totalpräparaten nie etwas gesehen.

2. Die Körperhaut.

Die Körperhaut der Spirorben besteht, wie bei den normalen Anneliden, aus der Cuticula und der Hypodermis. Die Cuticula ist keine homogene Haut, sondern sie wird von vielen kleinen Poren durchbrochen. Die Hypodermis wird gebildet von einer Lage von mehr oder weniger schmalen, mit Ausläufern versehenen Stütz-

zellen und bauchigen Drüsenzellen. Darunter liegen an vielen Stellen, besonders aber in den Bauchschilden (s. S. 317), noch eine oder mehrere Schichten von unregelmäßig geformten Zellen (Taf. 17, Fig. 19 *EZ*), die nach SOULIER (44, p. 294) dazu bestimmt sind, die bei der Schleimabsonderung zugrunde gehenden äußern Zellen zu ersetzen. Da bei den Spirorben die Hautsecretion nicht so bedeutend ist wie bei den andern Serpuliden, so ist auch die Ersatzzellenschicht im allgemeinen viel schwächer entwickelt. An den Kopfanhängen habe ich sie gar nicht finden können. Auf die Form und Verteilung der Zellen in den verschiedenen Körperregionen möchte ich im Folgenden kurz eingehen.

Die Außenseite der Kiemenfäden (Taf. 18, Fig. 24) zeigt ziemlich hohe Cylinderzellen, deren Kerne nahe der dicken Cuticula liegen. Das Plasma ist fast ganz homogen und färbt sich auch mit Anilinfarbstoffen¹⁾ sehr schwer. Nur in der Nähe der Kerne sieht man oft eine Anzahl feiner Körnchen, die leicht tingiert sind. Die bewimperten Zellen der Innenseite der Hauptfäden sind viel kleiner, oft nur $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ so groß wie die äußern. Die Cuticula ist dünn, und die Kerne liegen nicht in ihrer Nähe, sondern etwa in der Mitte der Zellen. Das Plasma färbt sich ziemlich kräftig und hat in seiner ganzen Ausdehnung eine körnige Beschaffenheit. Zwischen den Körnerzellen liegen vereinzelte Drüsen (*DrZ*), die meist kernlos sind und ein dunkelgefärbtes homogenes Plasma aufweisen. Die Seitenästchen (Taf. 18, Fig. 25) der Kiemen zeigen denselben histologischen Bau wie die Hauptfäden.

Das Epithel des Operculums (Taf. 18, Fig. 26) besteht aus Cylinderzellen von der Art, wie sie die Außenseite der Kiemenfäden aufweist. Die Cuticula ist außen beträchtlich dicker als innen. An dem vordern Ende, wo die Ausscheidung der Kalkplatte stattfindet, ist das Epithel sehr niedrig und hat eine dünne Cuticula, die wie zerfressen aussieht.

Die geschilderten Verhältnisse der Histologie der Körperhaut bleiben an den seitlichen Kopflappen, den beiden Palpen und dem vordersten Teil des Thorax annähernd dieselben.

Einen etwas abweichenden Anblick gewährt wieder das Epithel

1) Wenn ich im Folgenden von der Farbe der Zellen spreche, so meine ich, wenn nichts anderes bemerkt ist, immer die durch die Behandlung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin und EHRLICH'schem Triacidgemisch erlangte Tinktion.

des Kragens (Taf. 17, Fig. 17). Die zunächst vereinzelt auftretenden Drüsenzellen werden weiter analwärts sehr zahlreich und bilden die sogenannten ventralen Bauchschilde (Taf. 17, Fig. 19). Diese erweisen sich als ziemlich scharf begrenzte Komplexe von hohen blaßblauen aufgetriebenen Zellen, deren Kerne ganz an das proximale Ende gerückt oder gar nicht aufzufinden sind. In der Mitte der ovalen Bauchschilde findet sich eine ziemlich tiefe Grube, oder eine Art von Ausführgang, der mit noch längern hellgrün gefärbten Zellen (*Dr. Z₁*) angefüllt ist. Die offenbar im Zerfall begriffenen Zellen (*Dr. Z₂*) im Grunde der Grube erscheinen dagegen dunkelblau. Zellgrenzen sind nur noch an einzelnen Stellen zu erkennen. Die Cuticula des Schildes scheint nur teilweise erhalten zu sein. Sie färbt sich wenig und ist von einer Schleimschicht überlagert. Es hat fast den Anschein, als ob die seitlichen Teile des Schildes die starkgefüllten Zellen nach dem Grunde der Grube hindrängen, wo sie dann abgestoßen und durch den Ausführgang, der mit keiner Cuticula bedeckt ist, nach außen befördert werden.

Eine ähnliche Anhäufung von Drüsenzellen wie in den Schilden findet sich auch noch an den hintern dorsalen Ecken und in geringem Grade an dem ventralen Rande des Kragens (Taf. 16, Fig. 1), doch sind die Zellen nicht so lang wie die Schildzellen, und eine zentrale Vertiefung fehlt gänzlich. Die Kragendrüsen nehmen bei der Behandlung mit EHRlich's Triacidgemisch denselben hellgrünen Ton an wie die innern Teile des Bauchschildes.

Wieder ein anderes Bild gibt die Körperhaut der borstenlosen Region (Taf. 17, Fig. 20). Statt der zusammenhängenden Drüsenkomplexe findet sich hier ein Epithel, das aus einem Gemisch von Drüsen und Stützzellen gebildet ist. Doch überwiegen die letztern ziemlich stark. Diese Verhältnisse ändern sich nur wenig (Taf. 17, Fig. 18) bis zum letzten Segment des Abdomens (Taf. 17, Fig. 21), wo wieder eine starke Anhäufung der grün gefärbten Drüsenzellen stattfindet.

Anschließend an die Besprechung der Körperhaut möchte ich noch die Pigmentzellen behandeln, die im Abdomen und an der konkaven Seite der borstenlosen Region dem Epithel von innen aufsitzen und auch einen Teil der Wandungen des Darmes, der Blutgefäße und besonders der Borstendrüsen und Nephridien bedecken. Die unregelmäßig geformten Zellen sind meistens ziemlich groß und zeigen langsame, aber deutliche amöboide Bewegungen. Das Plasma ist mit blaßroten bis kräftig zinnoberroten Körnchen angefüllt,

daneben finden sich manchmal viele helle Vacuolen. Außerdem sind noch kernähnliche Einschlüsse und zwar gewöhnlich in der Mehrzahl vorhanden. Sie sind blaßgelb bis dunkelkarminrot, doch kommen besonders am Ovarium auch dunkelbraun gefärbte vor. Die am Darm sitzenden Zellen haben gewöhnlich eine sehr blasse Färbung.

3. Die Kopfanhänge, die Organe der Ernährung und die Munddrüse.

Bevor ich zur Besprechung des eigentlichen Verdauungstractus übergehe, möchte ich kurz die Kopfanhänge behandeln, die ja zum Teil die Aufgabe haben, die Nahrung herbeizuschaffen. Über die Zahl und äußere Gestalt der Kiemen sowie über die Beschaffenheit ihres Epithels habe ich schon in den vorhergehenden Abschnitten gesprochen. Die Querschnitte (Taf. 18, Fig. 24 u. 25) geben ein Bild der innern Organisation. Zwischen den beiden Längsmuskeln liegt der Nerv und darüber das unpaare Blutgefäß. Die linke Hälfte der Figur zeigt die Abzweigung des Gefäßes und des Muskels für die Seitenästchen, die im übrigen genau den gleichen Bau haben wie die Hauptfäden. In der peritonealen Cavität (*LH*) befinden sich stets eine Menge von Leucocyten (*Leu*).

Das Operculum (Taf. 18, Fig. 26) ist im Gegensatz zu den Kiemen mit einem Bindegewebe erfüllt, das auf der ganzen Länge des Stieles den Raum zwischen den zerstreuten Muskelfasern und den Blutgefäßen erfüllt. Die Deckelplatte ist eine einfache ovale Scheibe, die in der Mitte am dicksten und kalkig, an den Rändern dünner und chitinig durchsichtig ist. Die verschiedenen Stadien der Abstoßung eines für den Durchmesser der Röhre zu klein gewordenen Deckels kann man bisweilen beobachten. Die sich ablösende Platte wird zuerst noch durch eine äußere Chitinhaut gehalten. Bald aber beginnt diese einzureißen, der alte Deckel fällt ganz ab, und die Absonderung des neuen beginnt.

Ich möchte hier eine eigentümliche, vielleicht pathologische Bildung erwähnen, die mir nur wenige Male zu Gesicht gekommen ist. Es war dies ein Operculum von der in Taf. 16, Fig. 15 abgebildeten Form. Der Stiel zeigt an dem vordern Ende einige größere Öffnungen, die zu ziemlich tiefen, mit braun gekörntem Epithel ausgekleideten Höhlungen führen. Eine Kalkplatte fehlte. Da die Öffnungen im Deckel Form und Größe der Eier haben, sieht es bei ungünstiger Lage des Objekts leicht so aus, als ob sich

Geschlechtsprodukte im Stiel befänden, wie M. A. SCHIVELY (41, p. 153) es beschreibt und abbildet. Ich habe jedoch niemals eine Beobachtung gemacht, die eine Entleerung der Ovarien durch das Operculum bestätigen könnten und auch niemals bei *Spirorbis borealis* Eier im Thorax und im Deckelstiel gefunden. SCHIVELY wird sich hier getäuscht haben.

Die Palpen haben einen ähnlichen Bau wie die Seitenfäden der Kiemen, nur der Nerv ist verhältnismäßig bedeutend kräftiger.

Die Träger der beschriebenen Kopfanhänge, die beiden seitlichen Kopflappen, sind an der Innenfläche dicht mit Cilien besetzt und bilden an ihrer Basis die Uförmige Mundöffnung. Diese und das ganze Darmrohr sind ebenfalls mit einem Flimmerepithel ausgekleidet. Trotzdem zeigen die drei deutlich hervortretenden Abschnitte des Verdauungstractus, Ösophagus, Magen und Enddarm ziemlich große histologische Verschiedenheiten. Das Epithel der Speiseröhre (Taf. 17, Fig. 17) besteht aus einer gleichmäßigen Lage von Cylinderzellen. Diese sind mit einer deutlichen Cuticula bedeckt und tragen Cilien, die so lang wie der ganze Zelleib sind. Der ovale oder kreisrunde, mit mehreren Nucleolen versehene Kern liegt nahe der Basis der Zellen und füllt fast die ganze Breite derselben aus. Das Plasma zeigt eine äußerst feine Granulierung, die dicht und gleichmäßig ist. Zwischen diesen Cylinderzellen liegen besonders im vordersten Abschnitt des Ösophagus aufgetriebene homogen und farblos erscheinende Drüsenzellen und daneben noch vereinzelte grün oder grünblau gefärbte. Die grünen haben ein granuliertes Plasma. Die Kerne sind im vordern Teil des Ösophagus viel undeutlicher und kleiner als in den übrigen Abschnitten. In den Drüsenzellen fehlen die Kerne oder sind an die Basis gedrängt. Die Cilien nehmen im Ösophagus von vorn nach hinten an Länge zu. Im Mundteil ist die Höhe der Zellen nur noch halb so groß wie im drüsenlosen Teil.

An der Übergangsstelle vom Vorderdarm in den Magen wird das Epithel beinahe kubisch, ist aber sonst genau von der Art wie im drüsenlosen Teil der Speiseröhre. Die dann folgenden Zellen des Mitteldarmes (Taf. 17, Fig. 20) zeigen im lebenden Zustande eine braunblaue und am konservierten Material eine grüngelbe Farbe, welche durch kleine Körnchen, die besonders gegen das Darm-lumen hin im Plasma eingelagert sind, hervorgebracht wird. Im übrigen ist jedoch das Plasma bis auf einen schmalen rötlichen, unter der Cuticula gelegenen, homogenen Saum geradeso gefärbt

und granuliert wie das des Ösophagus. Die Kerne haben mehrere Nucleoli und sind basal gelagert. Vereinzelt finden sich noch im Epithel des Magens schmale dunkel gefärbte scharf hervortretende Zellen mit undeutlichen Kernen. Der überall im Darmtractus deutlich erkennbare Cuticularsaum wird durchbohrt von langen Cilien, die anscheinend bisweilen zu kleinen Trichtern verklebt sind.

Im Enddarm (Taf. 17, Fig. 18) zeigt das Epithel zunächst noch dieselbe Beschaffenheit wie im Magen, nur wird es niedriger, und die dunklen eingelagerten Zellen finden sich nicht mehr. Weiterhin nehmen die Körnchen des Plasmas an Zahl ab und fallen schließlich ganz fort. Am Körperende wird das Epithel kubisch, hat runde Kerne, eine dünne Cuticula und sehr lange Flimmerhaare. Kurz vor dem After werden die Zellen plötzlich wieder sehr lang und bilden den schon (S. 317) erwähnten Analdrüsenkomplex (Taf. 17, Fig. 21).

Die Munddrüse.

An der Dorsalseite der Mundöffnung liegt dem Darm aufsitzend eine kleine, längliche, unpaare Drüse (Taf. 18, Fig. 23 u. Taf. 17, Fig. 17 *M. Dr.*), die aus Zellen mit außerordentlich großen Kernen besteht. In dem ziemlich weiten Lumen der Drüse findet sich besonders am Grunde eine Menge von sehr dunkel gefärbtem Excret. Das Plasma der Zellen sieht fast homogen aus. Von einem Flimmerepithel war nichts zu erkennen. Diese Munddrüse, die auch bei andern Serpuliden, z. B. *Hydroides*, wohl ausgebildet ist, wird von E. MEYER und A. SOULIER gar nicht erwähnt.

4. Die Muskulatur.

Die Längsmuskulatur der Spirorben besteht wie bei allen Anneliden aus 4 Hauptsträngen, 2 dorsalen und 2 ventralen, die jederseits nahe den Medianlinien des Körpers verlaufen. Im Abdomen sind sämtliche Längsmuskeln bedeutend schwächer als in den vordern Körperteilen. Im Thorax teilen sich sowohl die dorsalen als auch die ventralen Bündel. Der eine Teil heftet sich an die Wand des Ösophagus an, der andere sendet seine Ausläufer in die Kiemen und den Deckel, und zwar erhält der Deckel eine beträchtliche Menge von Fasern, während die Kiemen nur je 2 sehr feine bekommen.

Die Ringmuskulatur habe ich am Hinterende des Körpers überhaupt nicht mit Sicherheit nachweisen können. Erst kurz vor

der borstenlosen Region finden sich stärkere Fasern. Der Magen und besonders der Ösophagus ist schon mit einer wohlentwickelten Faserschicht umgeben. In den Kopflappen erreichen die Muskeln ihre größte Ausbildung, indem sie hier einen kräftigen Ring bilden, der rechts und links herumlaufende Fasern in die Kopfanhänge abgibt. Es erhält also z. B. ein Kiemenfaden 1. Fasern vom ventralen Stränge, 2. vom dorsalen, 3. rechts vom Ring, 4. links vom Ring. Sämtliche Bündel laufen an der Basis des Kiemenfadens getrennt und ermöglichen eine Bewegung nach allen Seiten. Die Kopflappenringmuskulatur hat wohl die Aufgabe, den Kiementrichter beim Rückzug des Tieres in die Schale zu schließen. Von der thoracalen Ringmuskulatur zweigt ein Teil ab und durchzieht in verschiedenen Richtungen den Zwischenraum zwischen den beiden Blättern des Kragens.

Die Muskulatur der Parapodien zeigt die bekannte Anordnung. Die Stränge heften sich einerseits an dem proximalen Ende der Borstendrüse und andererseits an dem Körperepithel an. Die 3 Paar thoracalen Haarborstenbündel sind mit kräftiger Muskulatur versehen, während die Haarborsten des Thorax und die sämtlichen Hakenwülste nur sehr schwach mit Muskelfasern ausgerüstet sind.

Transversalmuskeln habe ich nur im Thorax gefunden. Sie gehen vom dorsalen und ventralen Körperepithel zum Darm.

5. Die Borsten und Parapodien.

Die Parapodien sind bei den Spirorben am Thorax wohlentwickelt, am Abdomen dagegen stark reduziert. Wie ich schon (S. 314) ausgeführt habe, können die Haarborstenbündel am Thorax ganz eingezogen werden. Sämtliche Bündel bestehen aus 2 Lagen von langen Haarborsten, von denen die eine ein wenig tiefer im Borstensack steckt als die andere. Die höher gelegene Gruppe des ersten Bündelpaares ist gezähnt in der Weise, wie es Fig. 10, Taf. 16 zeigt. Alle übrigen thoracalen Haarborsten sind glatt. Nur mit allerstärksten Vergrößerungen erkennt man eine sehr feine Auszackung des einen Randes (Taf. 16, Fig. 11). Die zu den beiden letzten Haarborstenbündeln gehörenden Hakenreihen liegen dicht hinter diesen auf ziemlich hohen Wülsten und sind nach der ventralen Seite verschoben. Die Haken sitzen ziemlich eng aneinander, etwa mit borstenbreitem Zwischenraum. Die am weitesten dorsal gelegenen Haken sind etwa doppelt so groß wie die am entgegengesetzten

ventralen Ende der Reihe. Taf. 16, Fig. 2 u. 3 zeigen eine einzelne Borste von oben und von der Seite. Selbst mit Anwendung von starken Ölimmersionssystemen ist es noch schwierig, über den Bau eines Hakens Klarheit zu gewinnen. Es hat den Anschein, als ob das ganze Gebilde aus übereinander gelagerten feinen Blättchen bestände, die die in Taf. 16, Fig. 6 u. 7 abgebildete Form haben und die an dem im Körper steckenden Ende ganz durchsichtig sind.

Die abdominalen Haarborsten ragen nur mit dem vordersten gekämmten Ende aus dem Körper hervor. Eigentliche Parapodien finden sich hier nicht. Die Form der Borsten gibt Taf. 16, Fig. 9 wieder. Die Hakenreihen des Abdomens liegen wie am Thorax ventral von den Haarborsten etwa in der Mitte der Segmente. Die Borsten sind noch bedeutend kleiner als die thoracalen, sonst aber von ganz ähnlichem Bau. Verschiedene Ansichten geben die Figg. 4 u. 5, Taf. 16. Sämtliche Haken richten das dünne Uförmig ausgekerbte Ende dem Kopfe zu.

Die Borsten der Spirorben sind außerordentlich zähe und lassen sich mehrmals nach verschiedenen Richtungen biegen, ohne zu zerbrechen. Diese Eigenschaft findet sich noch in verstärktem Maße bei jungen Tieren.

6. Die Excretionsorgane.

Das Excretionsorgan des Thorax (Taf. 16, Fig. 13) besteht wie bei allen Serpuliden aus 2 ziemlich ansehnlichen gewundenen Schläuchen, die innen mit je 1 Flimmertrichter und außen mit je 1 gemeinsamen Ausführung versehen sind.

Der Trichterkanal, der sich seitlich von dem blind endigenden mittlern Teile abzweigt, ist von einem Flimmerepithel ausgekleidet, dessen Zellen ganz farblos sind und keine Excretkörnchen führen. Der Kanal ist daher am lebenden Tiere schlecht zu sehen. Man erkennt ihn nur bei günstiger Lage an der Flimmerung. Von der Form des Trichters und seiner Zellen habe ich keine gute Anschauung bekommen können, da ein Herauspräparieren des Organs nicht gelang und die Längs- und Querschnitte immer nur Teile des Trichters mit undeutlichen Zellgrenzen lieferten.

Der mittlere secernierende Teil der Nephridie besteht aus sehr großen bauchigen und dicht mit gelblichen Excretkörnern angefüllten Flimmerzellen.

Das Epithel des Ausführungsganges ist niedrig und farblos.

Über die abdominalen Nephridien, die als Excretions-

organe bei den Röhrenwürmern übrigens wohl keine große Bedeutung haben, kann ich kaum mehr sagen, als ich schon bei der Besprechung der allgemeinen Körperform erwähnt habe. Die Rekonstruktion der Kanäle nach Serienschnitten wollte mir nicht gelingen, weil die ganze Leibeshöhle immer mit großen Massen von Spermatozoen und Leucocyten erfüllt ist, deren Kerne schlecht von denen der Nephridialzellen zu unterscheiden sind. Die Wandungen der Schläuche bestehen jedenfalls aus sehr flachem Flimmerepithel.

7. Das Gefäßsystem.

Über das Gefäßsystem größerer Arten von Röhrenwürmern finden sich schon bei ältern Autoren einige Bemerkungen. Eine zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse bis 1887 gibt E. MEYER in seinen „Studien über den Körperbau der Anneliden“ (p. 567—578). Diese ältern Beschreibungen des Gefäßsystems weichen in manchen Punkten von den Resultaten meiner Untersuchungen ab, während die von MEYER gemachten Angaben über die Gefäße der Serpulaceen im allgemeinen damit übereinstimmen.

Die Abzweigung des Rückengefäßes (Taf. 18, Fig. 23) vom Schlundring findet auch bei den Spirorben in der Höhe des Gehirns statt. Der Ring zieht sich indessen nicht durch mehrere Segmente hin, sondern reicht kaum bis zu den ersten thoracalen Borstenreihen. Das Bauchgefäß bleibt von hier bis zum After ganz vom Darm gesondert, während das Rückengefäß sich am Anfang des Magens zu einem, den ganzen Darm umfassenden, Sinus erweitert. (Die Erweiterung ist in der Figur nicht angegeben.)

Möglicherweise hat diese starke Erweiterung COSMOVICI (15. p. 327—329) zu der Behauptung veranlaßt, daß bei *Myxicola* und *Sabella* 2 ventrale Gefäße vorhanden seien. Es wird nämlich, wenigstens bei den Spirorben, durch die Krümmung des Körpers und das Anpressen des Darmes an die konvexe Körperseite das Blut des Sinus nach der konkaven Seite gedrängt, und es sieht in der Tat beim lebenden Tiere so aus, als ob gar kein Sinus, sondern nur 2 ventrale Gefäße vorhanden wären.

Die beiden Längsgefäße des Körpers sind an der Grenze je zweier Segmente des Abdomens durch ein Ringgefäß miteinander verbunden. Von diesem Ringgefäß zweigt an jeder Seite des Körpers ein ziemlich kräftiger Ast ab, der sich um die Haarborstendrüse windet und hier blind endigt. Weitere Capillaren habe ich im Abdomen nicht entdecken können. In der borstenlosen Region und im

Thorax finden sich keine Ringbahnen. Vom Schlundring geht jederseits ein größeres Gefäß ab, das sich distalwärts wendet, um sich zwischen den beiden Blättern des Kragens in viele feine Capillaren zu verzweigen, die ebenfalls blind enden. Das Studium des lebenden Materials könnte wohl zu der Annahme verleiten, daß es sich um eine Plexusbildung zwischen dem Schlundring und den abdominalen Längsstämmen handelte, wie sie CLAPARÈDE (13, p. 74—95) beschreibt. Nach vorn gibt der Schlundring die beiden Kiemengefäße ab, die sich im Kopflappen in die Hauptfäden und von dort in die Seitenfäden verzweigen. Im Operculum teilt sich das Gefäß manchmal schon auf der halben Länge des Stieles. Jedenfalls findet aber dicht unter der Kalkplatte eine sehr reiche Verzweigung statt. Hier und in den Kiemen vereinigen sich die Capillaren nicht wieder miteinander und sind oft, wie im Kragen und an den abdominalen Borstendrüssen, mit kleinen kolbigen Endampullen versehen.

Ein eigentlicher Blutkreislauf ist bei einem derartigen Gefäßsystem nicht möglich; das Blut muß meistens in denselben Bahnen vor- und rückwärts fließen. Dennoch scheint der vordere Teil des Sinus die Funktion eines Herzens zu haben. Die einander in Abständen von einigen Sekunden folgenden Blutwellen bewegen sich von hinten nach vorn. Auch in den Kiemen erkennt man kräftige Kontraktionen der Capillaren.

Die Wandungen der Gefäße und des Sinus sind außerordentlich dünn. Man sieht nur eine zarte Lamelle mit einzelnen aufgelagerten länglichen Kernen und feinen Fasern. Ob es sich hier um Muskeln oder elastische Fasern handelt, vermag ich nicht zu entscheiden. Bei der Beobachtung der lebenden Tiere habe ich immer den Eindruck gewonnen, daß bei der Fortbewegung der Blutflüssigkeit außer der Kontraktion der Gefäßwände noch die Körper-ringmuskulatur eine Rolle spielt. Hiermit stimmt die Tatsache überein, daß gerade in der borstenlosen Region, wo die Pulsation am auffälligsten hervortritt, die Ringmuskulatur ziemlich kräftig ist. Die Blutbewegung würde man sich demnach so vorzustellen haben, daß die Flüssigkeit bei einer Kontraktion dieser Muskeln in die Capillaren getrieben würde und bei der wieder erfolgten Ausdehnung durch die Elastizität oder auch die Kontraktionen der Gefäße zum Teil wieder zurückflösse. Im Abdomen kann wegen der vielen Ringbahnen ebenfalls nur ein mangelhafter Kreislauf stattfinden.

Das Blut hat eine hellgrüne Farbe und erscheint unter

dem Mikroskop als eine homogene Flüssigkeit mit Fetttröpfchen, kleinen, verschieden gefärbten Körnchen und spärlichen lymphoiden Zellen. Diese letztern zeigen dieselben Bewegungen und Fortpflanzungserscheinungen, wie sie von W. KÜKENTHAL (24) bei andern Anneliden gefunden sind. Das Ausstrecken der Lobopodien geschieht schneller als bei den Amöben, und die Teilung der Zellen erfolgt innerhalb weniger Minuten. Hierbei konnte auch ich von einer Caryokinese nichts bemerken. Der grüne Farbstoff des Blutes ist in der Flüssigkeit gelöst, denn die lymphoiden Zellen sind selber vollkommen weiß und durchsichtig.

8. Die Respirationsorgane.

Die Arbeiten über die Respiration der Polychäten haben in neuerer Zeit Resultate gezeitigt, die mit den Ergebnissen der ältern Forschungen im Widerspruch stehen. Während man früher annahm, daß besonders die von Blut stark durchspülten Organe der Atmung dienen, ist jetzt besonders von BOUXHIOL (5) durch eingehende quantitative und qualitative Untersuchungen nachgewiesen worden, daß die Körperhaut die Hauptrolle im Gasaustausch spielt. Nach der ältern Theorie müßten bei den Spirorben besonders die Kiemen, der Deckel und der Kragen der Atmung dienen, da sich hier besonders viele Blutgefäße vorfinden. In zweiter Linie würden die abdominalen Haarborstensäcke, die ganz mit einer Capillare umwunden sind, in Betracht kommen. Mit dieser Anschauung ist die starke Verzweigung des Operculumgefäßes unter dem Deckel nicht recht in Einklang zu bringen, denn an dieser Stelle ist ein Gasaustausch schlecht möglich, da die Kalkplatte dem Gewebe dicht aufliegt und ein Herantreten des Wassers an das Epithel nicht stattfinden kann. Ob im übrigen die Kiemen wirklich atmen (oder nur Greiforgane sind, wie BOUXHIOL meint), oder ob die ja auch bei den Spirorben vorhandene stark drüsige Körperhaut diese Funktion übernimmt, habe ich nicht näher untersucht.

Eigentümlich bleibt die bei den Röhrenwürmern wohl als Anpassung an Ebbe und Flut ausgebildete Fähigkeit, sehr lange ohne Wasser leben zu können. Wie ich schon erwähnt habe, kann man lebendes Material auf feuchten Algen mehrere Wochen aufbewahren. Aber auch im heißen Sande des Strandes halten sich die Tiere mehrere Tage. Dabei ist die Schale meist fest verschlossen. Erst einige Zeit vor dem Absterben kommen die Kopfanhänge zum

Vorschein. Man muß annehmen, daß die Würmer genügend Reservestoffe aufgespeichert haben, um die Trockenheit zu überstehen.

9. Das Nervensystem.

Das Gehirn (Taf. 16, Fig. 14) besteht im wesentlichen aus 2 kugligen Massen, die durch eine breite Brücke miteinander verbunden sind. Von den beiden Gehirnhälften zweigen sich nach vorn die beiden Nerven für die Palpen ab und mehr seitwärts 2 starke Stränge, die sich bald wieder zu einem Ganglienknoten verdicken und von dort die Nerven in die Kopfanhänge entsenden. Ventralwärts und nach hinten setzt sich das Gehirn jederseits in den Schlundring fort, dessen beiden Äste an der Bauchseite eine Anschwellung zeigen und sich dann in der borstenlosen Region so eng aneinanderlegen, daß auf Querschnitten durch das Abdomen nur noch 1 Strang zu erkennen ist. In den letzten Segmenten ist das Bauchmark kaum noch nachzuweisen. Die Verteilung der Gewebe im Gehirn entspricht den Verhältnissen bei den typischen Anneliden. Die Fasermasse wird zunächst eingeschlossen von den Ganglienzellen und diese wieder von einer bindegewebigen Scheide. Die äußere Hülle ist ziemlich dünn und hat eher das Ansehen einer fast homogenen Membran als das einer Faserschicht. Die Ganglienzellen haben entweder kleine, sich stark färbende oder größere hellere Kerne mit mehreren Nucleolen, nicht nur mit ein oder zweien, wie ROHDE [(40), p. 1—81] es bei andern Polychäten beschreibt. Auch sind die Unterschiede zwischen den beiden Kernarten nicht sehr bedeutend. Oftmals findet man besonders in der Ganglienzellenpartie größere helle Flecke, die möglicherweise mit den ROHDE'schen Paramitominselfn identisch sind. Längere Neuralkanäle im Bauchmark habe ich nicht mit Sicherheit nachweisen können.

10. Die Geschlechtsorgane.

Wie viele Röhrenwürmer, sind auch die Spirorben Zwitter. Bei *Spirorbis borealis* bilden sich in den beiden ersten Segmenten des Abdomens die Eier, in den übrigen das Sperma. Eigentliche Geschlechtsdrüsen finden sich ebensowenig wie bei andern Serpuliden.

Die Eier trifft man im Ovarium stets in Haufen, die durch eine dünne Membran zusammengehalten werden. Woher diese Hülle stammt, ob sie ursprünglich eine Aussackung des Peritoneums ist oder von den Geschlechtszellen ausgeschieden wird, habe ich nicht

ermitteln können. Der Inhalt der jungen weiblichen Geschlechtszellen besteht aus einem hellgrauen Plasma mit großem bläschenartigen Kern. In den spätern Stadien werden die Eier braungelb. Die dünne Schale bleibt immer biegsam und elastisch, sodaß das Ovarium wie ein Gewebe von polygonalen Zellen aussieht. Die jungen Eier zeigen oft eine besondere lebhaft, nach verschiedenen Richtungen erfolgende rotierende Bewegung. Die Zahl der Eier in jedem Segment kann 30 und mehr betragen; vielfach sind alle Entwicklungsstufen in einem Tiere vorhanden.

Die Bildung der Samenfäden läßt sich ebenfalls an einem einzigen Exemplar verfolgen. Vom Peritoneum fallen die Samennutterzellen in die Leibeshöhle und bilden hier die kuglig beerenförmigen Gebilde, die man fast in jedem geschlechtsreifen Tiere zu allen Zeiten auffinden kann. Nach und nach lockern sich die Teile der immer kleiner werdenden Beere und bilden die Schwänze und Kopfspitzen aus. Schließlich lösen sich die Spermatozoen ab. An ihnen kann man deutlich den Kopf mit einer ziemlich langen und dünnen Spitze, den Hals und den Schwanz erkennen.

11. Die Fortpflanzung.

Die Vermehrung der *Spirorben* erfolgt, soweit meine Beobachtungen reichen, nur durch geschlechtliche Fortpflanzung. Um eine Selbstbefruchtung zu verhindern, reifen die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte der zwitterigen Tiere zu verschiedenen Zeiten, und zwar werden zuerst die Spermatozoen durch die Nephridien in das Wasser entleert. Sie dringen in die Schale anderer Tiere ein und befruchten die in der dorsalen Flimmerrinne lagernden Eier, welche durch eine Haut zusammengehalten werden und eine lange Schnur bilden (Taf. 16, Fig. 8). Diese Haut ist wahrscheinlich mit der S. 326 beschriebenen Membran identisch. Die Embryonen entwickeln sich ganz und gar auf dem Rücken des Muttertieres. Das Larvenleben ist nach den Beobachtungen verschiedener Autoren ein sehr kurzes. Hierdurch erklärt sich auch die Tatsache, daß die Larven so selten im Plancton oder auch im Aquarium gefunden werden, während ganz junge beschaltete Tiere auf den Algen leicht aufzufinden sind. Die Entleerung der Geschlechtsprodukte scheint 2mal im Jahre, und zwar im Herbst und im Frühjahr, stattzufinden. Besonders im Frühjahr trifft man sehr viele kleine Exemplare an. Die Würmer erlangen nach etwas mehr als einem halben Jahre ihre volle Körper-

größe. Aus den Beobachtungen an den im Aquarium gezüchteten Tieren und aus der Größe der zu verschiedenen Zeiten frisch aus der See bezogenen Exemplare glaube ich schließen zu können, daß die Spirorben nach der zweiten Brutzeit absterben, also nur etwa 1 Jahr alt werden.

III. Teil.

Die Unregelmäßigkeiten des Körperbaues.

Die Unregelmäßigkeiten im Körperbau der Spirorben sind mehrfacher Art.

Erstens ist das Kopfende des Tieres gegen das Hinterende um die Längsachse des Körpers gedreht.

Zweitens sind abgesehen von dieser Drehung noch Organe verlagert.

Drittens sind die innern Organe kürzer als die äußern, weil die Tiere aufgerollt sind. (Als Innenseite bezeichne ich die konkave Seite der Schale, als Außenseite die konvexe.)

Viertens sind die Organe auf der einen Seite des Körpers stärker oder schwächer entwickelt als auf der andern.

Die Drehung und die Verlagerung.

In der schematischen Fig. 22, Taf. 18, die im übrigen die weiter unten beschriebene Muskulatur darstellen soll, ist die Mittellinie der Rückenfläche (*D. Ml*) dünn, die der Bauchfläche (*V. Ml*) dick ausgezogen. Das Tier kehrt an seinem Hinterende fast genau die Ventralseite (*V*) dem Zentrum des Gehäuses zu. In den vordersten Segmenten des Abdomens hat sich aber die ventrale Medianlinie schon ein wenig der freien obern Wölbung der Schale zugewandt. In der borstenlosen Region wird die Verdrehung plötzlich viel stärker, um im Thorax wieder beträchtlich abzunehmen. Das Resultat ist das, daß der Wurm am Kopfende die Dorsalseite (*D*) der Unterlage und die Ventralseite (*V*) der freien Oberfläche der Schale zukehrt. Wenn der Beobachter in den Kiementrichter hineinsieht und sich das Hinterende des Tieres festgelegt denkt, erscheint ihm der Körper des Wurmes von der Afteröffnung bis zur Deckelplatte um etwa 90° im Sinne des Uhrzeigers um die Längsachse gedreht.

An dieser Drehung nehmen mehr oder weniger alle Organe des Körpers teil. Man sieht an einem in seinem

Gehäuse fixierten Tiere leicht, daß die abdominalen Parapodien (*Ha. B.*, *Hk. B.*) vorn eine etwas mehr dorsale Stellung einnehmen als hinten (Taf. 16, Fig. 1). In der borstenlosen Region erkennt man die Drehung sehr gut an dem Verlauf der Rückenfurche (*Fl. Ri*) (Taf. 16, Fig. 1 u. 12). Ebenso leicht läßt sich die Drehung der stark ausgebildeten ventralen Muskulatur an Totalpräparaten verfolgen. Am Thorax geben die Parapodien wieder den Drehungsgrad an. In Fig. 1, Taf. 16 sieht man auf der linken Seite des Tieres noch sehr deutlich den letzten Hakenwulst und das Haarborstenbündel. Das mittlere Bündel ist auch noch gut sichtbar, von der Hakenreihe aber nur mehr die ventrale Hälfte. Vom 3. Haarborstenbündel sind nur noch die Spitzen zu erkennen. Wegen derselben Drehung ist nun an der andern Seite nur das vorderste Borstenbündel zu sehen, das 2. und das 3. gar nicht. Entsprechend verschoben sind auch die Hakenreihen.

Am Kopfe ist ungefähr die mittlere, also 3. Kieme der Innenseite zugewandt. Der Deckel steht nicht mehr an Stelle des 1. dorsalen Kiemenfadens wie bei den andern Serpuliden, sondern an Stelle des 2.

Der Darm läßt wegen seiner zylindrischen Form keine Drehung erkennen, wohl aber eine Verlagerung. Es ist nämlich der Magen in der borstenlosen Region ganz an die konvexe Seite gedrängt. In der Höhe des 1. abdominalen Segments macht der Verdauungstractus dann wieder einen Knick nach innen und unten und läuft annähernd in der Mitte des Körpers entlang. Ein wenig ist er allerdings noch im ganzen Abdomen auf die rechte, konvexe Seite verschoben (Taf. 17, Fig. 18 u. 20).

Über den Verlauf der Blutgefäße ist nicht viel Besonderes zu sagen. Sie folgen genau der Drehung der Rückenlinie, und da sie mit dem Darm verbunden sind, so machen sie auch dessen Verlagerungen mit. Hierbei findet die schon (S. 323) beschriebene Verdrängung der Blutflüssigkeit von der konvexen nach der konkaven Seite statt. Die Anordnung der Capillaren im Thorax und Abdomen entspricht dem Drehungswinkel des betreffenden Körperteiles.

Ebenso einfach ist der Verlauf des Nervensystems (Taf. 18, Fig. 23). Der Hauptteil, nämlich Gehirn, Kopfnerven und Schlundring, machen nur die schwache Drehung des vordern Thorax mit. Das Bauchmark verläuft parallel der ventralen Medianlinie.

Von den Nephridien, den Spermatiden und der Munddrüse gilt dasselbe, was von den Blutgefäßcapillaren gesagt wurde.

Etwas abweichend verhalten sich die Ovarien (*Ei*) (Taf. 18, Fig. 23). Da diese in den ersten beiden Segmenten des Abdomens liegen, wo der Magen an die konvexe Seite gedrängt ist, müssen sie die konkave einnehmen und können daher den Verdauungstractus nicht von allen Seiten umgeben wie das Sperma. Wegen der beschriebenen Knickung des Darmes am Anfang des Abdomens liegt der größte Teil der Eier innen und weit nach vorn, der kleinere außen.

Die Längsmuskeln (Taf. 16, Fig. 1) verlaufen im allgemeinen parallel mit den dorsalen und ventralen Medianlinien. Eine Ausnahme macht nur der linke Dorsalmuskel, indem er sich im Thorax allmählich von der Rückenseite auf die Bauchseite verlagert. In der borstenlosen Region legt er sich dann dicht an den linken Ventralmuskel und behält diese Lage bis zum After bei.

Die durch die Aufrollung bedingte ungleiche Länge der äußern und innern Organe.

Die ungleiche Länge der innern und äußern Organe ist so selbstverständlich, daß sie nicht weiter erörtert zu werden braucht, doch kompliziert sich die Sache insofern, als die konkave Seite des Tieres wegen der Drehung teils mit der linken Seite, teils mit der Ventralseite zusammenfällt. Dadurch wird zum Beispiel die Verschiedenheit in der Länge der (linken und rechten) Körperhaut, die ja am Thorax annähernd gleich der Differenz des äußern und innern Kreisbogens ist, nach dem Abdomen zu beträchtlich geringer und in der Nähe des Afters nahezu gleich Null. Als Gesamtergebnis bleibt aber die Tatsache, daß die eine, und zwar die rechte, Körperhälfte länger und voluminöser ist als die andere. Diese durch die eigentümliche Lage des Wurmes hervorgebrachte Asymmetrie ist jedoch keineswegs die einzige.

Die nicht durch die Aufrollung bedingten Asymmetrieverhältnisse.

1. Die Asymmetrie der allgemeinen Körperform.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung der Spirorben bemerkt man eine auffallende Ungleichheit in der Ausbildung der Kopfanhänge, nämlich die Umwandlung des 2. Kiemenfadens der linken Seite (von der Rückenfläche aus gerechnet) zu einem Deckel. Beim erwachsenen Tiere bleiben daher links nur noch 4 Kiemen übrig,

während an der rechten Seite 5 vorhanden sind. Daß wir hier tatsächlich einen Funktionswechsel und keine Neubildung vor uns haben, hat schon FRITZ MÜLLER (36, p. 76) nachgewiesen. Spätere Forscher haben seine Angaben bestätigt. Interessant sind die Regenerationsversuche ZELENY'S, die gezeigt haben, daß die Amputation des Operculums bei *Hydroides* die Ausbildung des 2. rudimentären Deckelstieles der andern Körperseite zur Folge hat. Der Versuch läßt sich nach ZELENY an demselben Tiere wiederholen. Diese Tatsache sowie die wechselnde Ausbildung des Operculums beim normalen *Hydroides* zeigen, daß die Asymmetrie des genannten Organs hier noch nicht so weit fortgeschritten ist wie bei den Spirorben, deren rudimentäres Operculum wenigstens bei ausgewachsenen Tieren nicht mehr nachzuweisen ist. Leider habe ich nicht Zeit gefunden, zu untersuchen, ob die Spirorben überhaupt ein verlorenes Operculum regenerieren.

Eine weitere ziemlich erhebliche Ungleichheit zeigen die beiden Hälften des Kragens. Dieser hat an der rechten Seite nicht nur in der Längsrichtung eine bedeutendere Ausdehnung, sondern greift hier auch viel weiter um die Dorsalfäche herum als an der linken Seite. Die Längendifferenz beträgt mehr als der Unterschied der berechneten innern und äußern Kreisbögen. Die quantitativen Ungleichheiten sind in Fig. 12, Taf. 16 und Fig. 17, Taf. 17 zum Ausdruck gebracht. Die Differenzen in der Ausbildung der Parapodien und Kragendrüsen finden sich S. 332—335 beschrieben.

In der borstenlosen Region tritt die Asymmetrie äußerlich dadurch hervor, daß die rechte Körperhälfte sehr stark pigmentiert ist und die linke nur ein wenig an der Bauchseite. Eine weitere Ungleichheit besteht hier in der Ausbildung der Flimmerrinne (*Fl. Ri*) (Taf. 16, Fig. 1), die rechts steil ansteigt und links abgerundet und flach ist.

Das Abdomen zeigt äußerlich ein fast ganz normales Verhalten, nur liegen die Parapodien der rechten Seite der ventralen Medianlinie näher als die der linken Seite.

2. Die Asymmetrie der Körperhaut.

Im ganzen Körper des Tieres läßt sich nachweisen, daß das Epithel an der Außenseite in bezug auf die Größe der Zellen besser entwickelt ist als an der Innenseite. Bei den Kopfanhängen treten diese Unterschiede zunächst noch wenig hervor. Ganz deutlich wird aber schon die Differenz am Thorax, besonders am Kragen.

Bei den Bauchschilden, wo ich genaue Messungen an Querschnittserien gemacht habe, ergaben sich folgende Durchschnittswerte:

Anzahl der Zellen	
linke Seite	rechte Seite
120	170
Größe der Zellen	
linke Seite	rechte Seite
27	35

Die verschiedene Dicke findet sich weiterhin noch am Anfang der borstenlosen Region sehr stark ausgeprägt. Von hier aus nimmt die Differenz nach hinten wieder ab. Am Schwanzende ist sie kaum noch nachzuweisen. Fig. 20, Taf. 17 zeigt einen Schnitt durch die Stelle der größten Ungleichheit. Von den Epithelzellen, die außen fast doppelt so groß sind wie innen, liegen die hohen fast alle auf der rechten Seite.

Im Abdomen tritt eine Ungleichheit in der Lage der Drüsenkomplexe zutage (Taf. 17, Fig. 18). Diese Zellen sind nämlich an der linken Seite etwas dorsalwärts verschoben.

3. Die Asymmetrie der Organe der Ernährung.

Im Verdauungstractus habe ich eine Asymmetrie nicht nachweisen können, denn die Faltung des Darmes läßt im vordern Abschnitt eine ausreichend genaue Messung nicht zu. Wahrscheinlich sind aber die Zellen im vordern Körperabschnitt an der äußern, also rechten, Seite größer als an der linken, da in den letzten Segmenten des Abdomens auch die Zellen der Außenseite, die hier natürlich fast genau dorsal liegen, größer sind als die ventralen (Taf. 17, Fig. 18).

Die unpaare Munddrüse zeigt keine merkbare Asymmetrie.

4. Die Asymmetrie der Muskulatur.

Eine Darstellung der ungefähren Dicke der Längsmuskeln gibt Fig. 22, Taf. 18. Schon in den Kopfanhängen ist die Muskulatur auf der linken Seite bedeutend kräftiger entwickelt als auf der rechten, da das Operculum sehr viel reichlicher mit Längsfasern ausgestattet ist als die Kiemen. Diese Ungleichheit verstärkt sich

im Thorax. Der am weitesten nach der Innenseite zu gelegene linke dorsale Muskel ist anfangs der dickste. Weiterhin erhält der linke ventrale das Übergewicht und im Abdomen ist der rechte ventrale der stärkste. Der rechte dorsale, der von Anfang an sehr dünn ist, wird caudalwärts immer schwächer und ist schon in der borstenlosen Region kaum noch aufzufinden. Im ganzen ist die Differenz in der Muskelausbildung im Thorax am größten. Von hier aus nimmt sie nach vorn und hinten ab und ist in der Nähe des Afters nur noch sehr unbedeutend, trotzdem dort der linke Längsstrang aus 2 Muskeln besteht.

Die folgende Tabelle gibt einige Zahlen über die Unterschiede, die durch Volumenbestimmungen und Abschätzungen an der Querschnittserie eines ziemlich großen Exemplars gewonnen wurden.

Volumen der Längsmuskeln.

		Thorax	borstenlose Region	Abdomen
links	ventral	11	9	3
	dorsal	15	7	2
	Summa	26	16	5
rechts	ventral	3	5	4
	dorsal	1	0	0
	Summa	4	5	4

Eine Messung der quantitativen Verhältnisse der Ring- und Transversalmuskeln war wegen ihrer geringen Entwicklung nicht möglich. Bedeutend sind die Unterschiede jedenfalls nicht.

Größere Differenzen ergeben sich natürlich in bezug auf das Volumen der Parapodialmuskeln. Hier werden ungefähr dieselben Verhältniszahlen bestehen wie bei den Borsten (s. S. 333—335).

5. Die Asymmetrie der Borsten und Parapodien.

Die Borsten, die einer genauen Messung viel leichter zugänglich sind als die Haut, wurden an 15 Tieren untersucht. Es ergaben sich folgende Durchschnittswerte.

I. Zahl der Haarborsten des Thorax.

	1. Segment	2. Segment	3. Segment
linke Seite	9,1	18,2	15,8
rechte Seite	12,5	17,9	18,3

II. Länge der Haarborsten des Thorax.

	1. Segment	2. Segment	3. Segment
linke Seite	20,8	30,33	27,97
rechte Seite	40,23	31,9	30,53

(Ich gebe hier und im Folgenden für die Ausdehnung der Körperteile immer nur Verhältniszahlen, weil die absoluten Werte wegen der verschiedenen Größe der Tiere sehr schwanken und vielfach erst der Durchschnitt einer größern Anzahl von Resultaten berechnet werden mußte.)

III. Zahl der Hakenborsten im Thorax.

	1. Segment	2. Segment	3. Segment
linke Seite	0	85	110
rechte Seite	0	35	40

IV. Länge der Hakenborsten am Thorax.

	1. Segment	2. Segment	3. Segment
linke Seite	—	12—30	12—31
rechte Seite	—	12—19	12—22

Aus diesen Tabellen ersieht man, daß die vordersten Haarborstenbündel am Thorax besonders stark differenziert sind.

Noch größere Verschiedenheiten wie die Haarborsten zeigen die thoracalen Haken auf beiden Seiten, da sich Zahl und Länge etwa wie 1:2 verhalten.

Eine Übersicht über die Anzahl der Hakenborsten an den verschiedenen Segmenten des Abdomens gibt folgende Tabelle.

Zahl der Hakenborsten am Abdomen.

No. der Segmente		
von vorn	nach hinten	
		links
		rechts
1		20
2		14
3		21
4		15
5		22
6		16
7		23
		17
		24
		18
		25
		19
		26
		20

No. der Segmente von vorn nach hinten	links	rechts
8	27	21
9	28	22
10	29	21
11	30	20
12	29	19
13	28	18
14	26	17
15	24	15
16	18	10
17	16	8
18	10	6
19	8	4
20	6	3
21	4	2
22	2	2
Summa	446	307

Die Zahlen verhalten sich auf den beiden Körperhälften also etwa wie 2:3. Die größte Anzahl der Borsten findet sich nicht an einem Ende, sondern etwa in der Mitte des Abdomens. Für die Länge der Haken erhielt ich auf der linken Seite den Wert 90, auf der rechten Seite den Wert 81.

Viel weniger verschieden als die Haken sind die Haarborsten am Abdomen. Es sind an jeder Seite und jedem Segment nur 1—3 vorhanden. Da diese noch dazu verschieden lang sind, so scheint es fast, als ob es sich um einzelne Borsten mit ihren Ersatzborsten handelt. Es wurde allerdings an der rechten Seite häufiger die Zahl 3 gefunden als an der linken; wenn man aber in Betracht zieht, daß die Borsten sehr leicht ausfallen, so kann man aus den erhaltenen Resultaten mit Sicherheit auf eine Differenz an den beiden Körperhälften nicht schließen. Die Länge der Haarborsten ist auch fast immer die gleiche. Es wurde rechts 50—90, links 50—91 gefunden.

Hand in Hand mit der Verschiedenheit der Haar- und Hakenborsten geht natürlich die ungleiche Ausbildung der Parapodien und Hautwülste.

6. Die Asymmetrie des Excretionssystems.

Die Betrachtung einer größern Anzahl lebender Tiere ergibt, daß die rechte Hälfte der Thoracalnieren voluminöser ist als die linke. Trotz der sehr wechselnden Gestalt der Schläuche kann man auch an Schnittserien feststellen, daß wenigstens der rechte secernierende Teil meist gestreckter und weiter ist als der linke.

Eine Volumenmessung bei einem Tiere ergab folgende Zahlen.

Volumen des secernierenden Teiles der Thoracalnieren.

links	rechts
25	48

Die abdominalen Nephridien habe ich nicht messen können. Vermutlich sind die Schläuche der größeren rechten Körperhälfte etwas länger als die der linken.

7. Die Asymmetrie des Blutgefäßsystems, der Leibeshöhle und der Geschlechtsorgane.

Von dem Blutgefäßsystem der Leibeshöhle und den Geschlechtsorganen gilt dasselbe, was von den abdominalen Nephridien gesagt wurde. Die Asymmetrie ist bedingt durch die Drehung und den Unterschied der äußern und innern Körperteile.

Die etwas abweichenden Verhältnisse bei den Ovarien habe ich bereits (S. 330) beschrieben.

8. Die Asymmetrie des Nervensystems.

Eine etwas schematische Darstellung der Asymmetrie des Gehirns und des Schlundrings gibt Fig. 14, Taf. 16. Das Volumen der linken Hälfte ist größer als das der rechten. In den Kopfanhängen ist eine Verschiedenheit durch die Ausbildung des Deckels bedingt. Im Abdomen, wo das Bauchmark bald zu einem Strange verschmilzt, ist das Übergewicht der linken Hälfte nur eine kurze Strecke mehr zu verfolgen.

Es wäre vielleicht ganz interessant, die Anzahl der großen und kleinen Ganglienzellen und der hellen Inseln auf beiden Seiten festzustellen. Durch Messungen bei einer großen Anzahl von Tieren könnte man möglicherweise Aufschluß über die Bedeutung der verschiedenen Zellen gewinnen. Die Verteilung der Kerne scheint mir nicht den Volumenverhältnissen zu entsprechen.

Die beigefügte Tabelle ergibt die von mir bei je einem Tiere gefundenen Differenzen.

Zahl der Kerne		Volumen des Gehirns	
rechts	links	rechts	links
2334	2423	405	425

IV. Teil.

Die Ursachen der Unregelmäßigkeiten des Körperbaues.

Wenn ich hier von den Ursachen der Unregelmäßigkeiten des Körperbaues spreche, so kann es selbstverständlich nicht meine Absicht sein, die chemischen und physikalischen Gesetze zu ermitteln, die für die Erklärung der anatomischen Eigentümlichkeiten in Betracht kommen, sondern ich muß mich darauf beschränken, nachzuweisen, weshalb die vorliegenden Organisationsverhältnisse zweckmäßig sind, bzw. welche Bedingungen der Auslese bei ihrer Entstehung mitgewirkt haben.

In der Tat lassen sich die meisten Abweichungen der Spirorben von den andern Serpuliden als Anpassungserscheinungen an die besondere Art der sessilen Lebensweise erklären, und zwar ist der eine Teil derselben aufzufassen als eine Weiterentwicklung der schon bei den normalen Röhrenwürmern vorhandenen Einrichtungen, der andere Teil aber als neuartige Bildungen, die durch die spiralige Aufrollung hervor gebracht sind.

Betrachtet man das Gehäuse eines Serpuliden, so erscheint es leicht verständlich, daß die verhältnismäßig außerordentlich dicke und durch einen Deckel verschließbare Wohnröhre schon hervorragend geeignet ist, um dem Wurm Schutz vor Feinden und mechanischen Beschädigungen zu gewähren. Und doch ist die Schale der normalen Röhrenwürmer in dieser Beziehung noch nicht so vollkommen wie das spiralig aufgewundene und sich der Unterlage anpassende Gehäuse der Spirorben, denn dieses bietet den äußern Einflüssen die denkbar kleinste Angriffsfläche dar. Da hiermit auch die Gefahr einer Beschädigung der Schale viel geringer wird, so erklärt sich die Tatsache, daß die Spirorben die Fähigkeiten verloren haben, ihr Gehäuse zu regenerieren und ihren Wohnort zu wechseln.

Mit der Weiterentwicklung der Form der Gehäuse hält die Ausbildung des Kragens, der ja fast allein bei dem Bau der Röhre beteiligt ist, gleichen Schritt. Statt der bei den normalen Serpuliden meist in der Mehrzahl vorhandenen lappigen Fortsätze am Thorax hat sich bei den Spirorben ein großes ungegliedertes Organ gebildet, welches annähernd die Form eines Cylindermantels hat und somit besonders gut geeignet ist, eine Röhre von kreisrundem Querschnitt zu formen. Da nun die äußere Schalenwand wegen der Aufrollung beträchtlich mehr auszuhalten hat als die durch die Nebenwindungen geschützte Innenwand, so sind sowohl der Kragen wie auch die auf ihm liegenden Drüsenkomplexe außen stärker entwickelt als innen. Das Gleiche gilt, wenn auch in geringerem Grade, für die ganze Körperhaut des Thorax.

Gerade die entgegengesetzten Asymmetrieverhältnisse wie bei den zuletzt besprochenen Organen finden sich bei den Parapodien und Borsten. Da die Hakenreihen sich sehr gut dazu eignen, das Tier im Notfall in der Röhre festzuhalten und bei der Bewegung eine Berührung der Haut mit der Schalenwandung zu verhindern, so sehen wir, daß die Hakenwülste am Thorax wie am Abdomen ganz an die Innenseite rücken und daß das Epithel hier dafür an Dicke abnimmt. Da am Abdomen die Innenseite zum größeren Teil mit der linken Körperseite zusammenfällt, so finden sich auch links mehr Borsten als rechts. Die kräftigen und zahlreichen Haarborsten am Thorax sind besonders gut geeignet, beim Röhrenbau als Stützorgan zu dienen. An der Innenseite, der Seite der größten Reibung, besteht das vorderste nach vorn gerichtete thoracale Bündel aus kurzen Borsten, weil ein Hindernis hier bei der Bewegung ganz besonders ins Gewicht fallen würde. Falls CAULLERY u. MESNIL recht haben, wenn sie annehmen, daß das vorderste Bündelpaar der Verteidigung dient, so ist damit auch die enorme Ausbildung des ersten Bündels an der Außenseite des Thorax erklärt, denn diese Körperstelle ist naturgemäß am leichtesten feindlichen Angriffen ausgesetzt. Die abdominalen Haarborsten sind wohl deshalb so weit zurückgebildet, weil sie die Bewegung in der Röhre behindern. Aus demselben Grunde sind alle Haarborsten einziehbar.

Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man wohl vermuten, daß das Nervensystem auf der äußern, also rechten Seite, am stärksten entwickelt wäre, statt dessen ist es gerade umgekehrt. Diese Tatsache hat ihren Grund wohl einfach darin, daß die Summe der

Volumina der innervierten Organe auf der linken Seite größer ist als auf der rechten.

An dieser Stelle möchte ich auch noch erwähnen, daß die Spirorben im Gegensatz zu vielen andern Serpuliden weder ausgebildete noch rudimentäre Sehorgane haben. Es ist dies ebenfalls eine Rückbildungserscheinung, die mit der streng sessilen Lebensweise zusammenhängt und die bei festsitzenden Tieren auch sonst oft vorkommt.

Die weitgehendste Umbildung von allen Organen des Körpers hat zweifelsohne die Muskulatur und ganz besonders die Längsmuskulatur erfahren, und sie mußte sie erfahren, weil sie den ganzen Körper durchzieht und die Drehung um 90° vollständig mitmacht. Es ist interessant, zu untersuchen, weshalb gerade die (S. 333) beschriebene Anordnung der Muskeln besonders zweckmäßig ist.

Bevor ich die speziell bei den Spirorben vorliegenden Verhältnisse erörtere, frage ich mich, welche Anordnung der Muskulatur überhaupt für einen langgestreckten skeletlosen Tierkörper besonders vorteilhaft ist, wenn er alle möglichen Bewegungen, wie Drehungen um die Längsachse, Kontraktionen des ganzen Körpers und der einzelnen Teile in der Längsrichtung, schlängelnde Bewegungen nach allen Richtungen und Abplattungen ausführen soll.

Ich beginne mit der Kontraktion in der Längsrichtung. Hierzu ist ohne Zweifel ein Längsmuskel notwendig. Dieser könnte vorn am Kopf und am Hinterende angeheftet sein. Dann würde eine Verkürzung leicht von statten gehen, aber der Körper würde sich auf seiner ganzen Länge gleichmäßig zusammenziehen. Soll er aber auch die Fähigkeit haben sich in seinen Teilen zu kontrahieren, so muß der Muskel öfters an der Körperwand befestigt sein, und zwar um so häufiger, je kleiner die Körperstrecken sind, die verkürzt werden sollen. An den Ansatzstellen der Muskeln wird die Epidermis durch die Zugwirkung ein wenig einwärts gebogen und bildet die segmentalen Einkerbungen. Wo kein Körperteil vor dem andern ausgezeichnet ist, werden diese Einkerbungen regelmäßig sein, wo aber eine ungleichmäßige Bewegung stattfindet, werden auch die segmentalen Einschnürungen ungleichmäßig sein.

Für die verschiedenen Längskontraktionen sind also am besten Längsmuskeln geeignet, die in bestimmten, je nach Notwendigkeit engen, Zwischenräumen an der Körperwand befestigt sind. (Bei den

größern Anneliden, z. B. *Nereis*, ist die Anheftung der Längsmuskeln an den Segmentgrenzen leicht zu erkennen.)

Jetzt fragt es sich: wie ist eine Wiederausdehnung des Körpers möglich? Nun, wohl auf mancherlei Weise. Zum Beispiel könnte die Leibeswand elastisch sein und nach der Kontraktion von selbst wieder die alte Gestalt annehmen. Dies mag in geringem Grade bei vielen Tieren vorkommen. Ferner könnte der Körper sich an verschiedenen Stellen festheften und durch Kontraktion eines Teiles eine Verlängerung des andern bewirken, wobei allerdings die Gesamtlänge nicht größer wird. Dieses Prinzip ist zum Beispiel mit bei dem Kriechen der Regenwürmer verwirklicht. Indessen die bis jetzt besprochenen Arten der Körperausdehnung sind alle nicht so vollkommen wie die Einrichtung, welche den zu streckenden Körperteil durch das Eintreiben einer Flüssigkeit verlängert. Ein solches Hin- und Herströmen der Leibeshöhlenflüssigkeit setzt aber eine Volumenveränderung des einen Körperteiles, bzw. eine Verringerung des Querschnittes voraus. Diese ist möglich durch Kontraktion eines Ringmuskels, der in der Körperwand eingelagert ist oder auch durch Zusammenziehung von Transversalmuskeln. Beides kommt bei der Mehrzahl der Ringelwürmer nebeneinander vor.

Nun bleibt noch die letzte Bewegung, die Drehung um die Längsachse. Wodurch kann diese ausgeführt werden? Offenbar nur durch eine tangential wirkende Kraft. Diese kann der Körper auf keine andere Weise hervorbringen als durch einen zweiarmigen Hebel, dessen Unterstützungspunkt in der Körperwand liegt. Das eine Ende muß durch die Muskelkraft bewegt werden, das andere der Unterlage aufliegen. Soll der Hebel nach allen Seiten wirken, so müssen mindestens 3 Muskeln in verschiedenen Richtungen am proximalen Ende angreifen. Solche Hebel finden wir bei den Polychäten in Form der Haarborsten.

Betrachtet man nun die Anordnung der Muskulatur bei den Spirorben, so sieht man in der Tat, daß sie außerordentlich zweckmäßig ist, um die verschiedenen Körperbewegungen auszuführen.

Für den notwendigen schnellen Rückzug in die Schale ist die Längsmuskulatur stark ausgebildet. Das Herauskriechen, das ohne Schaden langsam geschehen kann, wird unter Benutzung der Leibeshöhlenflüssigkeit durch die Ringmuskulatur besorgt, die ihrem Zweck entsprechend nur schwach entwickelt ist.

Da Abplattungen des Körpers wegen der durchgängig

zylindrischen Form der Wohnröhre keinen Sinn haben, fehlen Transversalmuskeln so gut wie ganz.

Nun habe ich schon weiter oben gesagt, daß die Muskulatur asymmetrisch und gedreht ist und daß diese beiden Unregelmäßigkeiten gleichbedeutend sind mit der Entwicklung der innern und Rückbildung der äußern Längsfaserzüge. Der Grund für diese Er-

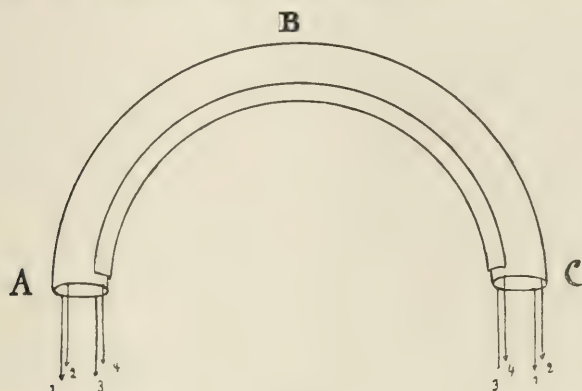


Fig. A.

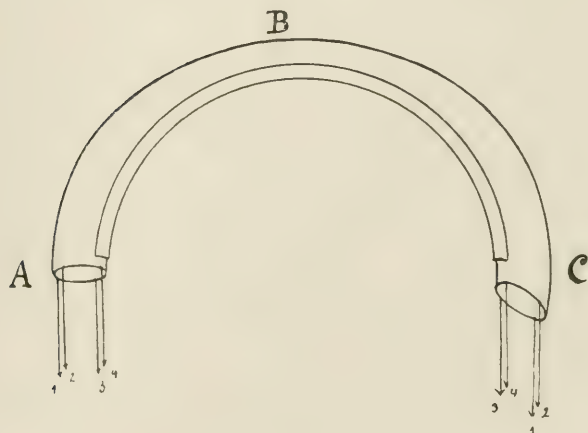


Fig. B.

Schematische Figuren zur Erklärung der Wirkungsweise der Längsmuskeln.

Fig. A. Ein Teil des Tierkörpers liegt unbelastet auf der Rinne, die die Innenseite der Schale darstellt.

Fig. B. Der Körperteil wird bei A festgehalten. Bei C wird ein Zug in der Richtung der Pfeile ausgeübt.

scheinung liegt, glaube ich, auch darin, daß durch eine derartige Anordnung der Muskulatur der Querschnitt des Körpers bei plötzlichen Kontraktionen nicht verändert wird.

Die vorstehenden Textfiguren stellen in schematischer Weise einen Teil des Wurmkörpers dar, wie er der Innenseite der, hier als Rinne dargestellten, Schale aufliegt. Der Querschnitt ist der Einfachheit halber kreisförmig gezeichnet. Die 4 Fäden mögen die 4 Längsmuskeln des normalen Polychätenkörpers vorstellen. Ich nehme nun an, der vordere Körper des Tieres hätte bei A einen großen Widerstand zu überwinden, etwa die Reibung oder die Kraft eines entgegengesetzt ziehenden Feindes. Dies möge dadurch zum Ausdruck gebracht sein, daß die Fäden bei A festgeheftet gedacht werden. Wird nun an den Fäden bei C ein Zug ausgeübt, so bleibt alles, wie es war, wenn der Zug nur an den Fäden 3 und 4 angreift. Wird aber an allen 4 Fäden gezogen, so muß der Körper seinen Querschnitt verändern, und zwar erhält dieser eine elliptische Form, die bei B (Textfig. B) am flachsten ist.

Es ist also für die Spirorben zweckmäßig, wenn in ihrem Körper nur die innere Muskulatur entwickelt ist und die äußere fehlt.

Streng genommen müßte, wegen der zylindrischen Form der Röhre, ein einziger Muskel die beste Wirkung ergeben. Da dieser allein aber nicht genügend Kraft entfalten konnte, mußte er verstärkt werden durch Verdickung oder Vereinigung mit den nächstliegenden Längsfaserzügen. Die zweite Möglichkeit ist verwirklicht worden. Zu dem am weitesten nach innen liegenden Muskel sind noch die beiden benachbarten hinzugekommen und mit ihm im Abdomen zu einem einzigen innern Längsstrange verschmolzen worden. Der am weitesten außen liegende centrale rechte Längsmuskel atrophierte. Daß die innere Muskulatur sich im Thorax nicht aus denselben Strängen zusammensetzt wie im Abdomen, ist natürlich für das mechanische Prinzip gleichgültig.

Nach diesen Erwägungen ist es auch wahrscheinlich, daß sich überhaupt alle unregelmäßig gewundenen Formen zu spiraligen entwickeln müssen, weil sich die Tiere in einseitig gekrümmten Röhren schneller zurückziehen können als in ungleichmäßig gewundenen, wo ja bei jeder einzelnen Biegung der Röhre Fälle eintreten müssen, wie ich sie an der Hand der Textfig. B beschrieben habe. Das heißt, der Querschnitt muß sich bei der Bewegung des Tieres an verschiedenen Stellen der Wohn-

röhre fortwährend ändern. Dies verhindert jedenfalls eine schnelle Bewegung, weil die Leibeshöhlenflüssigkeit hin und her strömen muß und mag auch für die innern Organe schädlich sein. Außerdem stören noch die notwendig werdenden schnellen Krümmungen des ganzen Körpers.

Da die Drehung des Körpers nur mit Hilfe der Parapodien hervorgebracht werden kann, so müssen die Borsten am Thorax schon deshalb wohl entwickelt sein, weil sich der Körper hier beim Bau der Röhre drehen muß, denn die Kalkdrüsen, die das Material liefern, liegen ja nicht auf der ganzen Kragenfläche zerstreut, sondern sind zu kleinen Komplexen vereinigt.

Die eigentümliche Anordnung der Muskulatur hatte noch eine weitere Umwälzung im Körperbau zur Folge, nämlich die in der borstenlosen Region eintretende Knickung und Verlagerung des Darmes an die Außenseite. Die Erklärung dieser Erscheinung ist nicht schwer. Da der ganze Querschnitt des Körpers in der borstenlosen Region von dem Magen und der Muskulatur ausgefüllt wird (Fig. 20, Taf. 17) und die letztere innen liegen muß, so muß schon der Darm die Außenseite einnehmen. Um am Anfang des Abdomens wieder die normale Lage zu erlangen, macht der Verdauungstractus dann einen Knick nach innen und wegen der Drehung zugleich eine Biegung nach der Unterlage hin. Über die hiermit zusammenhängende Verdrängung der Geschlechtsprodukte aus ihrer normalen Lage habe ich schon S. 330 gesprochen.

Es erübrigt noch, auf die Asymmetrie der Thoracalnieren einzugehen, denn das Verhältnis der Volumina der rechten und linken Seite entspricht bei ihr nicht dem der beiden Körperhälften. Ich glaube, diese Abweichung erklärt sich durch die starke Verkleinerung der Leibeshöhle, welche durch die Vergrößerung der linken Muskelstränge bedingt ist.

Man sieht, die meisten Unregelmäßigkeiten im Körperbau der Spirorben lassen sich als Anpassungserscheinungen an das Leben in festsitzenden spiraligen Röhren auffassen.

Nicht so leicht zu beantworten ist dagegen die Frage, weshalb die Tiere um 90° gedreht sind?

Der Vergleich der Spirorben mit den unregelmäßig gewundenen Serpuliden ergibt, daß der Thorax der erstern bei der Einrollung seine normale Lage beibehalten hat. Da die Muskulatur, wie oben dargetan ist, an der Innenseite liegen muß

und da der Deckel eine starke Muskulatur braucht, so mußte auch deshalb eine Seite des Tieres (rechte oder linke) der Innenfläche der Schale anliegen, denn der Deckel ist ein Homologon eines der Kiemenfäden, die in symmetrischer Anordnung auf den seitlichen Kopflappen liegen.

Man müßte nun eigentlich annehmen, daß bei der spiraligen Aufrollung auch das Abdomen die Seitenlinie der innern Schalenfläche zukehrte, statt dessen tut dies aber die Bauchfläche. Vielleicht war hierbei der Umstand maßgebend, daß es für die abgeplatteten Würmer jedenfalls leichter ist, an der Bauchfläche einen starken Druck auszuhalten als an der seitlichen Körperwand, wo die Haaborstenparapodien ihren Sitz haben. Wenn die Bauchstränge bei der Ausbildung der Innenmuskeln verwandt werden, ist außerdem eine geringere Verlagerung notwendig, als wenn die Seitenstränge dazu benutzt werden. Es krümmen sich übrigens auch alle frei im Wasser befindlichen Serpuliden so spiralig ein, daß die Bauchseite die Innenfläche wird.

Das verschiedene Verhalten von Thorax und Abdomen, welches für die einzelnen Teile zweckmäßig erscheint, wäre nun wohl trotzdem nicht möglich, wenn nicht die Nachteile des allmählichen Überganges von der Seitenlage zur Bauchlage durch das Vorhandensein der borstenlosen Region fast vollständig beseitigt würden. An der borstenlosen Region ist der Körper noch nicht abgeflacht, trägt keinerlei Borsten und ändert sich daher bei einer Torsion nur wenig. Es ist denn auch tatsächlich die Drehung des Körpers so gut wie ganz auf diese Strecke verlegt, die bei den Spirorben verhältnismäßig sehr lang ist.

Ob diese Vermutungen über die Ursache der Drehung richtig sind, kann wohl ohne entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Untersuchungen nicht entschieden werden.

Technisches.

Das Material für die vorliegenden Untersuchungen wurde aus Helgoland bezogen. *Spirorbis borealis* findet sich dort in sehr großen Mengen auf Fucus. Diese Algen wachsen auf den Felsen, werden dann von der Brandung losgeschlagen und massenhaft an den Strand geworfen. Für die Untersuchungen an Ort und Stelle kann man die so angeschwemmten Würmer verwenden. Zum Versand werden die Spirorben am besten mit den frischgepflückten Algen naß in einen

Korb getan. Sie können dann einen mehrtägigen Transport sehr gut aushalten. Ich habe solches Material, welches nur von Zeit zu Zeit mit Seewasser besprengt wurde, im Winter in einem kühlen aber frostfreien Raume über einen Monat lebend erhalten. Im Sommer empfiehlt es sich, die Tiere gleich nach Empfang in ein Aquarium zu setzen. Fließendes Wasser ist nicht notwendig zur Zucht, doch tut man gut, wegen der leicht faulenden Algen das Wasser bisweilen zu erneuern. Statt des natürlichen Seewassers darf auch künstliches genommen werden.

Für die Untersuchung kann man die Tiere nach einiger Übung ganz gut mit Nadeln aus den Schalen herauspräparieren. Wünscht man größere Mengen zu haben, so läßt man das Wasser faulen. Ein Teil der Würmer kommt dann nach längerer Zeit von selbst aus der Schale heraus, doch ist dieses Material für histologische Zwecke nicht brauchbar, da es schon teilweise maceriert ist. Ich habe oft bemerken können, daß solche in der Schale halb macerierte Tiere wieder ganz gesund wurden, wenn man sie in frisches Wasser setzte. Versuche, die Würmer durch irgendwelche Chemikalien schneller zum Verlassen der Schale zu bewegen, blieben ganz erfolglos.

Vitalfärbungen gelangen sehr gut mit Methylenblau (EHRlich). Das ganze Epithel, besonders das des Thorax, nimmt die Farbe sehr stark an. Auch die Borsten werden bei Anwendung des genannten Farbstoffes schön blaugrün. Das Nervensystem färbt sich dagegen so gut wie gar nicht.

Die Konservierung der Spirorben in der Schale stößt auf einige Schwierigkeiten, da die Flüssigkeiten wegen des meist festangezogenen Deckels gar nicht oder zu langsam eindringen. Kalkauflösende Säuren wirken nicht schnell genug, um gute Resultate zu geben. Da sich die Tiere auch bei Zusatz von irgendwelchen einschläfernden Mitteln fest in das Gehäuse zurückziehen und macerieren, so halte ich es für das beste, die Würmer zunächst mit einer 60–80° warmen Lösung zu behandeln und diese dann nach einigen Minuten mit einer kalten zu vertauschen. Von den vielen Konservierungsflüssigkeiten, die ich im Laufe der Untersuchungen durchprobierte, bewährte sich die ZENKER'sche (100 g Wasser, 1 g Natriumsulfat, 2–2½ g Kaliumbichromat, 5 g Sublimat, 5–10 g Eisessig) am besten. Ganz gute Resultate gaben auch das FLEMMING'sche und besonders das HERMANN'sche Gemisch, wenn die Tiere vorn in dem weiten Teile der Schale geblieben waren, sodaß

die Flüssigkeit den Körper ganz umspülen konnte. Diese beiden Lösungen haben noch vor andern den Vorzug, das Gehäuse ziemlich rasch und vollständig aufzulösen. Die reichliche Kohlensäureentwicklung treibt oft die Tiere ganz aus der Schale heraus. So gewonnene freie Exemplare sind sehr gut zu Totalpräparaten verwendbar. Nach der Konservierung angewandte Entkalkungsmittel wie Salpetersäure, Salzsäure und Kaliumbichromat mit Eisessig wirken zwar an sich gut, beeinträchtigen aber die nachherige Färbung. Die beiden Komponenten der letztgenannten Mischung wirken merkwürdigerweise nicht für sich allein. Ganz gut konservierten auch absoluter Alkohol, Sublimateisessig und Sublimat. Doch hat man hierbei den Nachteil, die fixierten Tiere später herauspräparieren zu müssen, was viel schwieriger ist als beim lebenden Material, und selten glückt, ohne den Wurm zu verletzen oder zu drücken. Da man die Beschädigungen gewöhnlich erst nach dem Schneiden bemerkt, so spart man viel Zeit, wenn man für die Schnittmethode nur mit ZENKER'scher oder HERMANN'scher Flüssigkeit fixierte Exemplare benutzt.

Die Färbung der mit Osmiumgemischen fixierten Präparate geschah nach der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Methode und nachfolgender Behandlung mit einem Plasmafarbstoffe oder auch dem EHRLICH'schen Triacidgemische. Das Material aus ZENKER'scher Flüssigkeit wurde gewöhnlich mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin total gefärbt, mit salzsaurem Alkohol ausgezogen, darauf in Paraffin eingebettet, geschnitten und dann mit einem Plasmafarbstoff oder EHRLICH'schem Triacidgemische nachbehandelt. Die letztgenannte Kombination gibt eine außerordentlich schöne Differenzierung. Das Zellplasma wird orange, Muskeln rotgelb, Eier gelb, hintere Kragendrüsen blaugrün, Darminhalt hellgrün, Bauchschilde blau und Schale und Deckel dunkelblau. Kerne und Sperma behalten das Hämatoxylin. Das Triacidgemisch ist nach einiger Übung ebenso bequem zu benutzen wie irgend ein anderer Farbstoff. Durch Zusetzen von einigen Tropfen verdünnter Salzsäure oder Ammoniaklösung zum Entwässerungsalkohol kann man die Farbentöne beliebig abstimmen. Die HEIDENHAIN'sche Methode hat den Vorzug, die Zellgrenzen sowie Plasma und Kernstrukturen sehr fein wiederzugeben, während die Differenzierung meist zu wünschen übrig läßt. Die Behandlung mit ZENKER'scher Flüssigkeit, Hämatoxylin und Triacidgemisch liefert dagegen die schönsten Übersichts-

bilder. Das Material aus Alkohol, Sublimat usw. gab mit dem EHRlich'schen Gemische nicht so gute Färbungen.

Als Macerationsflüssigkeiten leisteten Kalilauge und Kaliumbichromat sehr Gutes. Bei Verwendung der Kalilauge kann man die Tiere erst mit Methylenblau vital vorfärben. Die Darstellung der Muskulatur gelingt sehr gut, wenn man die im Seewasser befindlichen lebenden Tiere unter dem Deckglas flach drückt und dann vom Rande des Objektträgers konzentrierte Salz- oder Salpetersäure zufließen läßt. Nach ein paar Minuten heben sich die feinsten Fasern sehr deutlich von dem übrigen Gewebe ab. Es empfiehlt sich, vor der Säurebehandlung das Operculum abzuschneiden, um eine zu starke Gasentwicklung zu vermeiden.

Die Volumenbestimmungen wurden so ausgeführt, daß das Organ nach sämtlichen Schnitten einer Serie auf Karton gezeichnet und die ausgeschnittenen Kartonstückchen dann zusammen gewogen wurden.

Die notwendig werdenden Rekonstruktionen sind zum Teil leicht und genügend genau so zu machen, daß man Schnittzahl und Größe des Organs als Abszisse und Ordinate auf Koordinatenpapier aufträgt. Für eine plastische Wiedergabe wurden die Schnittbilder auf Karton geklebt und übereinander geschichtet. Da die mir zur Verfügung stehenden Zeichenapparate keine genügend starke Vergrößerung des ganzen Tieres zuließen, wurde so verfahren, daß ich je einen Objektträger mit Schnitten mit Hilfe eines Mikroluminars von kurzer Brennweite auf Platten 13×18 cm photographierte. Diese Platten wurden zerschnitten und die Teile mit dem Skioptikon auf große Bogen Bromsilberpapier projiziert. Man kann dann immer eine Anzahl Schnitte zusammen entwickeln. Die fertigen Photographien mußten noch auf Karton geklebt werden, weil Bromsilberpapier von passender Stärke nicht zu erlangen war. Eine auf solche Weise hergestellte Rekonstruktion wird sehr genau. Wo es not tut, kann man auch noch die Richtung der Schnittbänder benutzen, um die einzelnen Bilder genau übereinanderzulegen, da man ja immer mehrere Schnitte auf einem Bogen Bromsilberpapier hat.

Literaturverzeichnis.

1. AGASSIZ, A., 1867, *Spirorbis spirillum*, in: *Ann. Lyceum nat. Hist.*, Vol. 8, p. 318—323.
2. ANDREWS, E. A., On the eyes of *Polychaetae*, in: *Zool. Anz.*, Jg. 14, p. 285—286.
3. BATE, C. SPENCE, 1850, *Terebella Medusa*, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (2), Vol. 8, p. 237—239.
4. BERGH, R. S., 1885, Die Excretionsorgane der Würmer, in: *Kosmos*, Vol. 17, p. 97—122, tab. 2.
5. BONNHIOL, M. JEAN, 1902, Recherches biologiques experimentales sur la Respiration des Annélides polychètes, in: *Ann.* (8) *Zool.*, Vol. 16, p. 1—132.
6. BOURNE, A. G., 1883. On *Haplobranchus*, a new genus of capitibranchiate Annelids, in: *Quart. Journ. microsc. Sc.* (N. S.), Vol. 23, p. 167—176, tab. 9.
7. BUSCH, C., 1906, Sabelliden und Serpuliden der Harriman's Alaska-Expedition, New York.
8. CAULLERY, M. et F. MESNIL, 1897, Etude sur la morphologie comparée et la phylogénie des espèces chez les *Spirorbis*, in: *Bull. sc. France Belg.*, Vol. 30, p. 185—233, tab. 7—10.
9. — —, 1897, Sur les *Spirorbis*; asymétrie de ces Annélides et enchaînement phylogénique des espèces du genre, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 124, p. 48—50.
10. — —, 1896, Notes sur deux Serpulien nouveaux, in: *Zool. Anz.*, Vol. 19, p. 482—486.

11. CLAPARÈDE, E., 1864, Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres, in: Mem. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, Vol. 17, p. 463—600, tab. 1—8.
12. —, 1868, Les Annélides chétopodes du golfe de Naples, *ibid.*, Vol. 19.
13. —, 1873, Recherches sur la structure des Annélides sédentaires, Genève, 169 p., 15 tab.
14. COSMOVICI, L. C., 1879, Sur la cavité du corps des Annelides sédentaires et leurs organes segmentaires; quelques remarques sur le genre *Phascolosoma*, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 88, p. 1092—1094.
15. —, 1879—80, Glandes genitales et organes segmentaires des annelides polychètes, in: Arch. Zool. expér., Vol. 8, p. 324—372.
16. EHLERS, E., 1864—69, Die Borstenwürmer, Leipzig, 748 pgg.
17. —, 1901, Die Polychaeten des magellanischen und chilenischen Strandes, in: Festschr. 150jähr. Best. Ges. Wiss. Göttingen, 232 pgg., 25 tab.
18. EISIG, H., 1887, Capitelliden, in: Fauna Flora Golf Neapel, Monogr. 16, 906 pgg., 37 tab.
19. —, 1898, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 13, p. 1—292, tab. 1—9.
20. FABRICIUS, O., 1780, Fauna Groenlandica, 452 pgg., 1 tab.
21. FEWKES, J. W., 1885, On the larval forms of *Spirorbis borealis* (DAUDIN), in: Amer. Naturalist, 1885, p. 247—257.
22. GRUBE, E., 1838, Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer, Königsberg, 77 pgg., 15 tab.
23. HASWELL, B. A., 1885, The marine Annelids of the order Serpulea. Some observations on their anatomy with the characteristics of the Australian species, in: Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. 9, p. 649—675.
24. KÜKENTHAL, W., 1885, Über die lymphoiden Zellen der Anneliden, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 18, p. 319—364, tab. 10—11.
25. —, 1889, Beobachtungen am Regenwurm, in: Biol. Ctrbl., Vol. 8, p. 80—86.
26. LANG, A., 1888, Ueber den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere, und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung, 166 pgg., Jena.
27. —, 1900, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. I. Mollusca, Jena.
28. LANGERHANS, P., 1879, Die Wurmfauna Madeiras, in: Z. wiss. Zool., Vol. 32, p. 513—592, tab. 31—33; Vol. 33, p. 267—316, tab. 14—17.

29. LEVINSSEN, G. M. R., Systematisk-geographisk Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi II, in: Vid. Meddel. nat. For. Kjöbenhavn, p. 92—350, tab. 2 u. 3.
30. v. MARENZELLER, E., 1879, Südjapanische Anneliden, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 84, p. 109—154, 6 tab.
31. —, 1884, Zur Kenntniss der adriatischen Anneliden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 89, p. 151—215, tab. 1 u. 2.
32. MEYER, E., 1886—1900, Studien über den Körperbau der Anneliden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 7, p. 592—741, tab. 22—27; Vol. 8, p. 462—662, tab. 23—25; Vol. 14, p. 247—585, tab. 12—17.
33. MICHAELSEN, W., 1897, Die Polychätenfauna der deutschen Meere einschließlich der benachbarten und verbindenden Gebiete, in: Wiss. Meeresunters. Komm. Wiss. Unters. D. Meere Kiel, Vol. 2, p. 1—216, tab. 1.
34. MILNE-EDWARDS, H., 1838, Recherches pour servir à l'histoire de la circulation du sang chez les Annélides, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 10, p. 193—221, tab. 10—13.
35. MÖRCH, OTTO A. L., 1861—1863, Revisio critica Serpulidarum et Bidrag til Rorormenes Naturhistorie, in: Naturh. Tidskr. (3), Vol. 1, p. 329—347, tab. 12.
36. MÜLLER, F., 1864, Für Darwin, Leipzig, p. 76.
37. ÖRLEY, L., 1884, Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 5, p. 197 bis 228, tab. 12 u. 13.
38. PAGENSTECHER, A., 1863, Entwicklungsgeschichte und Brutpflege von Spirorbis spirillum, in: Z. wiss. Zool., Vol. 12, p. 486—495, tab. 38—39.
39. PERRIER, M. E., 1897, Remarques, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 124, p. 50—51.
40. RÖHDE, E., 1890, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chaetopoden, in: Zool. Beiträge, Breslau, p. 1—81, tab. 1—7.
41. SCHIVELY, M. A., 1897, The anatomy and development of Spirorbis borealis, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, p. 153—160, tab. 1, 2.
42. SCHNEIDER, K. C., 1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
43. SOULIER, A., 1889, Sur la structure de l'épiderme chez les Serpuliens, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 108, p. 400—463.
44. —, 1891, Études sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette (Organe sécréteurs du tube et

appareil digestif), in: Travaux Inst. zool. Montpellier (2), Mém. No. 2, 310 p., 10 tab.

45. ZELENY, CH., 1902, A case of compensatory regulation in the regeneration of *Hydroides dianthus*, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 13, p. 597—609, 3 fig.
 46. —, 1905, The rearing of Serpulid larvae with notes on the behavior of the young animals, in: Biol. Bull., Vol. 8, p. 308—312, 3 fig.
-

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen (für sämtliche Figuren gültig).

<i>A</i> After	<i>E. Z</i> Ersatzzellen
<i>A. G₁</i> Ausführung der thoracalen Nephridie	<i>Fl</i> Flimmerhaare
<i>A. G₂</i> Ausführung der Bauchschilddrüsen	<i>Fl. Ri</i> Flimmerrinne
<i>Al</i> Alveolen	<i>Ga</i> Ganglion
<i>Ab</i> Abdomen	<i>Ge</i> Gehirn
<i>Bm</i> Bauchmark	<i>H</i> Haut
<i>Bl. G</i> Blutgefäß	<i>Ha. B</i> Haarborsten
<i>Bo. Reg</i> borstenlose Region	<i>Hk. B</i> Hakenborsten
<i>Bsch</i> Bauchschild	<i>K</i> Kern
<i>C</i> Cuticula	<i>Ka</i> Kalk
<i>Cp</i> Capillare	<i>Ki</i> Kieme
<i>D</i> dorsal	<i>Ki. Cp</i> Kiemencapillare
<i>Da</i> Darm	<i>Ki. N</i> Kiemennerv
<i>D. Bl. G</i> dorsales Blutgefäß	<i>Kr</i> Kragen
<i>Di</i> Diatomen	<i>Kr. Cp</i> Kragencapillare
<i>Dis</i> Dissepiment	<i>l</i> links
<i>D. Kr. Dr</i> dorsale Kragendrüsen	<i>l. D. L. M</i> linker dorsaler Längsmuskel
<i>D. Ml</i> dorsale Mittellinie	<i>Leu</i> Leucocyten
<i>Dr</i> Drüse	<i>L. H</i> Leibeshöhle
<i>Da. Ept</i> Darmepithel	<i>l. V. L. M</i> linker ventraler Längsmuskel
<i>Dr. Z</i> Drüsenzelle	<i>M</i> Muskel
<i>Dr. Z₁</i> hellgrüne Drüsenzellen	<i>Mb</i> Membran
<i>Dr. Z₂</i> dunkelblaue Drüsenzellen	<i>M. Da</i> Mitteldarm
<i>Dr. Z₃</i> blaßblaue Drüsenzellen	<i>M. Dr</i> Munddrüse
<i>E. Da</i> Enddarm	<i>M. Ö</i> Mundöffnung
<i>Ei</i> Eier = Ovarium	<i>N</i> Nerv
<i>Epd</i> Epidermis	<i>Ne</i> Nephridie
<i>Ept</i> Epithel	<i>Op</i> Operculum
	<i>Op. Cp</i> Operculum = Capillare
	<i>Pal</i> Palpen

<i>Pap</i> Papille	<i>Si</i> Sinus
<i>Pr</i> Protozoen	<i>Sp</i> Sperma
<i>r</i> rechts	<i>Ss</i> Schleimschicht
<i>r. D. L. M</i> rechter dorsaler Längsmuskel	<i>St</i> Streifen
<i>R. M</i> Ringmuskel	<i>V</i> ventral
<i>r. V. L. M</i> rechter ventraler Längsmuskel	<i>V. Bl. G</i> ventrales Blutgefäß
<i>Schl. R₁</i> Schlundringnerv	<i>V. Kr. Dr</i> ventrale Kragendrüsen
<i>Schl. R₂</i> Schlundringblutgefäß	<i>V. M</i> ventrale Mittellinie
	<i>Vo. Da</i> Vorderdarm = Ösophagus

Tafel 16.

- Fig. 1. Ansicht eines von seiner Schale befreiten Tieres. Ca. 60 : 1.
 Fig. 2. Thoracale Hakenborste. Flächenansicht. Ca. 1200 : 1.
 Fig. 3. Thoracale Hakenborste. Seitenansicht. Ca. 1200 : 1.
 Fig. 4. Abdominale Hakenborste. Seitenansicht. Ca. 2000 : 1.
 Fig. 5. Abdominale Hakenborste. Flächenansicht. Ca. 2000 : 1.
 Fig. 6. Blättchen, aus denen anscheinend die Hakenborsten zusammengesetzt sind. Seitenansicht.
 Fig. 7. Dieselben. Flächenansicht.
 Fig. 8. Eierkette. Ca. 20 : 1.
 Fig. 9. Abdominale Haarborste. Ca. 500 : 1.
 Fig. 10. Gekämmte thoracale Haarborste aus dem ersten Parapodienpaar. Ca. 500 : 1.
 Fig. 11. Glatte thoracale Haarborste. Ca. 500 : 1.
 Fig. 12. Ansicht des Thorax von der Dorsalseite. Ca. 50 : 1.
 Fig. 13. Thoracale Nephridie. Die rechte Hälfte ist größer als die linke. 120 : 1.
 Fig. 14. Gehirn und Nerven (schematisiert). Die linke Hälfte ist voluminöser als die rechte. 120 : 1.
 Fig. 15. Abnorme Deckelbildung mit fünf Öffnungen. 200 : 1.
 Fig. 16. Zwei ineinander gewundene Schalen von *Spirorbis borealis*. Ca. 25 : 1.

Tafel 17.

- Fig. 17. Querschnitt durch den Thorax. 200 : 1.
 Fig. 18. Querschnitt durch das Abdomen. 200 : 1.
 Fig. 19. Querschnitt durch den Bauchschild. 500 : 1.
 Fig. 20. Querschnitt durch die borstenlose Region. 200 : 1.
 Fig. 21. Längsschnitt durch die Analdrüse. 300 : 1.

Tafel 18.

Fig. 22. Schematische Darstellung des Längsmuskelverlaufes. Die schwarzen Scheiben stellen Querschnitte dar mit ihren dorsalen und ventralen Einkerbungen. Vorn ist die Mitte der Kiemen und des Operculums getroffen. Die dicke schwarze Linie ist die ventrale Medianlinie, die feine die dorsale. Ventrale Muskeln rot, dorsale Muskeln blau.

Fig. 23. Schematische Darstellung der innern Organe. Ca. 60:1.

Fig. 24. Querschnitt durch einen Kiemenfaden, links an der Ansatzstelle eines Seitenästchens, rechts zwischen zwei Seitenästchen. 250:1.

Fig. 25. Querschnitt durch ein Seitenästchen. 250:1.

Fig. 26. Querschnitt durch das Operculum. 250:1.

Fig. 27. Längsschnitt der Schale von *Spirorbis borealis*. 300:1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Entwicklung des Zahnsystems von *Castor fiber* L.

Von

Paul Heinick.

(Aus dem Zoologischen Museum der Universität Königsberg i. Pr.)

Mit Tafel 19—20 und 18 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung. Kurze programmatische Darstellung der entwicklungsgeschichtlichen Forschungen am Nagergebiß und Hinweis auf einzelne noch zu lösende Aufgaben in diesem Gebiet . .	355
II. Material und Untersuchungsmethoden	358
III. Spezieller Teil. Fixierung der tatsächlichen Befunde . . .	361
IV. Allgemeiner Teil. Zusammenfassung der Resultate nebst einer Besprechung der bisherigen Befunde rudimentärer Anlagen im Nagergebiß	384
V. Verzeichnis der wichtigern benutzten Arbeiten und Angabe einiger ausführlicher Literaturverzeichnisse über Zahnentwicklung	398

I. Einleitung.

Im Verlauf meiner Arbeit bin ich bei Durchsicht der Literatur über die Zahnentwicklung der Nagetiere zu der Überzeugung gekommen, daß wir über einige der wichtigsten Fragen dieses Gebietes einen zufriedenstellenden Aufschluß nur dann erhalten werden, wenn Untersuchungen innerhalb einer besonders geeigneten Tiergruppe, wie z. B. der Sciuriden, nur auf Grund eines wohlvorbereiteten und

vor allem genügenden Materials an Embryonen vorgenommen werden. In seiner übersichtlichen Darstellung der Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Wirbeltiere sagt BURCKHARDT: „Die Tendenz, mit unzureichenden Mitteln wichtige Fragen entscheiden zu wollen, macht sich auf diesem Spezialgebiet — und das gilt für die ausgedehnte zahnhistologische Literatur im allgemeinen — besonders fühlbar.“ Diese Worte möchte ich mit besonderem Nachdruck auf die Forschungen über die gesamte Entwicklung des Zahnsystems der Nagetiere angewendet wissen. Soweit die Histologie und Histogenese der Nagerzähne in Betracht kommen, ist kaum etwas zu bemerken, da hierüber wenig veröffentlicht worden ist. Außer A. v. BRUNN haben sich ROETTER, MAHN und SACHSE eingehender mit dieser Frage beschäftigt und speziell die Verhältnisse bei der Gattung *Mus* untersucht. Die Resultate ROETTER's sind im wesentlichen durch die ebenso exakten wie subtilen Untersuchungen SACHSE's bestätigt worden. Es ist selbstverständlich, daß diese histologischen Fakta nicht verallgemeinert und für die ganze Gruppe der Nagetiere geltend gemacht werden dürfen, wie es zuweilen in den genannten Arbeiten exkl. der zweiten den Anschein hat.

Ein weit größeres Interesse scheint man der Frage nach dem Vorhandensein rudimentärer Zahnanlagen entgegengebracht zu haben. Bereits CUVIER beschreibt wohl als der erste bei *Cavia* den kleinen Milchprämolare im Ober- und Unterkiefer, der, obwohl gut entwickelt, nie zur Funktion gelangt und noch während des Embryonallebens verloren geht. Seit CUVIER vergingen freilich Jahrzehnte, ehe neue Tatsachen auf diesem Gebiete bekannt wurden. Erst 1880 finden wir (in: Proc. zool. Soc. London) eine Angabe HUXLEY's, daß bei *Lepus cuniculus* in beiden Kiefern vorn 2 kleine Zähne vorkommen, die er für die Vorgänger der großen Nagezähne hält. Unabhängig von dem Befunde HUXLEY's stellten 4 Jahre später POUCHET u. CHABRY das Vorhandensein eben dieser Zähne bei *Lepus* fest, während sie bei *Mus decumanus* und *Sciurus* nichts fanden. Diese beiden Forscher sind auch die ersten, welche über den Verlauf der Zahnleiste in der Lücke berichten und damit eine neue interessante Frage berühren. Wenn wir noch berücksichtigen, daß COPE die Nager von der ihnen ähnlichen eocänen Tiergruppe der Tillodontia ableitet, die ein vollständigeres Gebiß mit einzelnen, dem Nagezahn ähnlichen Zähnen besaßen, und daß dieser Herleitung zufolge der große Nagezahn dem I_2 der übrigen Säugetiere entspricht, da I_1 bei den Tillodontia nur schwach, I_2 aber zum Nagezahn entwickelt ist,

so ergab sich für die weitem Untersuchungen am Nagergebiß folgende Direktive:

1. Wie weit sind rudimentäre Zähne bzw. Anlagen in der Schneidezahnregion innerhalb der ganzen Ordnung verbreitet, und wie sind sie zu homologisieren?

2. Ist in der Lücke zwischen Schneide- und Backenzähnen eine Zahnleiste vorhanden, welchen Grad der Ausbildung erreicht sie, und inwieweit bringt sie rudimentäre Zahmanlagen hervor; wie sind diese im bejahenden Falle zu deuten?

Auf dieser Basis beruhen im wesentlichen die neuern von FREUND, WOODWARD, ADLOFF und TIMS gelieferten Arbeiten. Es ist nicht zu verkennen, wenn wir einen Blick auf die später folgende Tabelle werfen, daß hierdurch, namentlich durch die eingehenden und ein relativ reiches Material behandelnden Untersuchungen ADLOFF's, eine ganze Reihe wertvoller Tatsachen zutage gefördert wurde. Für zum mindesten übereilt halte ich es jedoch, wenn WOODWARD auf Grund nur eines einzigen Entwicklungsstadiums der Maus, allerdings unter Berücksichtigung der FREUND'schen Angaben, mit so großer Sicherheit die rudimentären Zähnnchen als Vorgänger der Nagezähne deutet. Und wenn er sagt, daß FREUND „übervorsichtig und zu leicht geneigt ist, seine eigenen Befunde zu unterschätzen“, so muß ich demgegenüber FREUND, der z. B. von *Sciurus* ebenfalls nur ein Stadium untersucht hat, entschieden in Schutz nehmen. Ebenso scheint es mir etwas weit hergeholt, wenn TIMS die bei *Gymnura* und von ihm bei *Canis* und *Cavia* gefundenen Epithelperlen als weiteres Degenerationsstadium der von WOODWARD bei der Maus gefundenen Rudimentärzähnnchen hält. Ich werde hierauf noch des nähern im letzten Teile meiner Arbeit eingehen.

In einem gewissen Zusammenhang hiermit steht die Tatsache, daß man sich bisher damit begnügt hat, das Vorhandensein rudimentärer Anlagen einfach als solcher zu konstatieren, ohne nach deren Entwicklungsgang zu fragen. Wir sind verhältnismäßig sehr gut über das Entstehen und weitere Wachstum der Zähne des fertigen Gebisses unterrichtet, wissen aber wenig oder gar nichts über das Woher, Wie und Wohin der im unentwickelten Tiere schlummernden Rudimentärgebilde. Hier mit frischer Kraft einzusetzen unter Zugrundelegung eines ausreichenden Materials an zeitlich nahe aufeinanderfolgenden Embryonen derselben Species, und diese Fragen zu beantworten suchen, halte ich für eine nicht undankbare Aufgabe weiterer Forschung. Was LECHE uns in seiner

trefflichen und mustergültigen Darstellung der Zahnentwicklung z. B. der Erinaceiden gegeben, sollte nicht ohne Nachahmung bleiben. Ich habe eingangs als besonders geeignet für diesen Zweck die Familie der Sciuriden erwähnt, obwohl ich mir nicht verhehlen kann, daß der Biber ein mindestens ebenso interessantes Objekt bieten würde. Leider sind die Schwierigkeiten bei Beschaffung der nötigen Anzahl Biberembryonen schier unüberwindlich, aber das Erforderliche von unserm Eichhörnchen, *Sciurus vulgaris*, zusammenzubringen, wäre immerhin bei einiger Geduld und Mühe möglich. Es klingt sehr zuversichtlich und verheißungsvoll, wenn FREUND seine Untersuchungen über *Sciurus* mit den Worten einleitet: „Von dieser, wie sich herausstellte sehr interessanten Form gelang es mir trotz eines erheblichen Aufwandes von Mühe und Unkosten nur eine volle Tracht mit 7 Embryonen zu bekommen. Ich behalte mir aber die Bearbeitung älterer und jüngerer Stadien vor, da ich wenigstens den Weg kennen gelernt habe, auf dem man im nächsten Jahre mit Sicherheit solche zu erlangen vermag.“ Seitdem ist fast ein halbes Menschenalter verflossen, ohne daß FREUND etwas hierüber hören ließ, eine Zeit, in der wohl die Hoffnungen selbst optimistischer Gemüter völlig geschwunden sind.

In meinen Untersuchungen über die Zahnentwicklung des Bibers habe ich mit Rücksicht auf das dürftige Material — ich konnte leider für diesen Zweck nicht mehr als 2, im Alter ziemlich weit auseinander stehende Embryonen verwerten — nur feststellen können, daß auch bei *Castor* rudimentäre Anlagen oder solchen ähnliche Gebilde vorkommen und wie diese sich zu den bei andern Nagern festgestellten Befunden verhalten.

II. Material und Untersuchungsmethoden.

Die Arbeit wurde auf Grund zweier älterer Embryonalstadien von *Castor fiber* L., vertreten durch je 3 Individuen, die sich im Besitze des Königsberger Zoologischen Museums befanden und mir von dessen Leiter Herrn Prof. Dr. BRAUN gütigst zur Verfügung gestellt wurden, im Frühjahr 1904 begonnen. Dank der Bemühungen des Herrn Prof. BRAUN wurde das vorhandene Material bald danach durch ein erheblich jüngeres und darum um so wertvolleres Entwicklungsstadium bereichert, das aus dem Gießener Zoologischen Institut stammt. Herrn Geheimrat Prof. Dr. SPENGLER-Gießen erlaube ich mir an dieser Stelle für die bereitwillige Überlassung des

für meine Untersuchungen so wichtigen Embryos meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Zu der untenstehenden Tabelle möchte ich bemerken, daß ich abweichend von andern Autoren eine große Zahl von Maßen genommen habe, weil das Material als ein äußerst seltnes und darum kostbares eine genaue Definierung erheischt. Nur die Kopflänge anzugeben, halte ich nicht für richtig, da der Scheitel meist keinen genügend fixierten Punkt zum Messen bietet.

Tabelle für die Maße.

	Gießener Stadium	Königsberger		
		Stadium I	Stadium II	
	mm	mm	mm	
Von der Schwanz- bis zur Schnauzenspitze . . .	135	230	237 ¹⁾	337
Länge des beschuppten Schwanzteiles	27	37	35	56
Schnauzenspitze bis zur Ohröffnung	—	44	45	58
Schnauzenspitze bis zur Lidspalte	11,1	20	23	32
Länge der Lidspalte	2,8	5	5	6
Ohröffnung bis zur Lidspalte	10,1	19	17	23,5
Entfernung der beiden Nasenöffnungen . . .	3,7	8	7,5	10
Entfernung der beiden Ohröffnungen	19,5	30,5	32	—
Breite der Mundspalte	8,4	—	—	22,5
Nasenspitze bis Mitte des Oberlippenrandes .	6	—	—	—
Brustumfang dicht hinter den Armgelenken .	94	—	—	—
Ohrmuschel von vorn nach hinten gemessen .	3,6	—	—	—
Breite des Kopfes zwischen den vordern untern Enden der Lidspalt	14	—	—	—
Vordere rechte Extremität vom Ellenbogengelenk über den Mittelfinger inkl. Kralle gemessen .	23	43	40	65
Länge des rechten Mittelfingers (Metacarpalgelenk bis zur Krallenspitze)	6	11	12	16
Länge der rechten Mittelzehe von der Krallenspitze bis zum Metacarpale (dorsal gemessen)	—	13,5	13,5	23
Linke Fußsohle über die Mittelzehe gemessen .	—	29	30	55
Vierte linke Zehe	—	13,5	13,5	20
Länge der Schnurrhaare	2—2,5	7	7	14—16
Länge der Nackenhaare	—	ca. 2,2		12

Das geeignetste Maß ist zweifellos die Körperlänge — exkl. des individuell in seiner Länge variierenden Schwanzes — gemessen von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel. Bei größern Embryonen würde man gut tun, noch andere Maße anzugeben, wie den Brustumfang dicht hinter den Extremitäten, die Entfernung von der Schnauzenspitze bis zur Lidspalte bzw. Ohröffnung, ebenso

1). Diese Maße betreffen einen zweiten Embryo desselben Wurfs.

die Entfernung der beiden Ohröffnungen oder Lidspalten voneinander in der Luftlinie gemessen. Da Embryonen desselben Wurfs verschiedene Größe aufweisen, so hat z. B. ROETTER nur das Alter der Tiere berücksichtigt. Abgesehen von der sehr häufig vorhandenen Unmöglichkeit, das Alter der Embryonen zu bestimmen, halte ich auch diese Charakterisierung allein nicht für unbedingt zuverlässig, da es sehr wohl möglich ist, daß bei Tieren gleichen Alters die Entwicklung einzelner oder aller Organsysteme verschieden weit vorgeschritten ist. Am besten wäre es natürlich, beide Faktoren in Betracht zu ziehen.

Die Kiefer der in Alkohol vorliegenden Embryonen wurden zum Entkalken in THOMA'sche Flüssigkeit gebracht, einem Gemisch aus 5 Teilen 96^o/₁₀ Alkohol und 1 Teil reiner konzentrierter Salpetersäure. Die Flüssigkeit wurde alle 3—4 Tage gewechselt und mußte zu diesem Zweck jedesmal neu bereitet werden. Eine größere Vorratsmenge zu mischen ist von Nachteil, denn je länger die Dauer gegenseitiger Einwirkung von Säure und Alkohol, um so stärker die Zunahme der Esterbildung. Ein Ester verhält sich in seiner Reaktion wie eine indifferente Flüssigkeit, wirkt mithin nicht nur nicht entkalkend, sondern auf das Gewebe macerierend ein. Ging das Entkalken bei dem jüngern Embryo in nicht ganz 3 Wochen völlig glatt von statten, so stellten sich bei den beiden ältern Stadien nicht unerhebliche Schwierigkeiten ein. In der Erwartung, daß bei dem jüngern Embryo 6¹/₂, bei dem ältern 8 Wochen zur völligen Entkalkung genühten, wurden die Kiefer beider schnittfertig präpariert. Eine Reaktion mit Oxalsäure zum Nachweis von oxalsaurem Calcium in der Entkalkungsflüssigkeit ergab nach Verlauf der oben angegebenen Zeiträume ein negatives Resultat. Es wäre der Nachweis von dem zweifellos in ganz minimier Menge vorhanden gewesenen Calciumnitrat vielleicht nur vermittels mikrochemischer Reaktion gelungen. Beim Schneiden stellte sich nämlich heraus, daß die Entkalkung der vordern Schneidezahnregion in beiden Kiefern noch nicht beendet, der Gebrauch des Mikrotoms daher unmöglich war. Das Material mußte wieder, zwecks weitem Entkalkens, in die Säure zurückgeführt werden, was einen Zeitraum von über 2 Monaten in Anspruch nahm. Da ich mit der Möglichkeit rechnen mußte, daß bei diesem Verfahren das Gewebe unter Umständen zu sehr leiden würde, so legte ich die Kiefer zweier weiterer entsprechender Embryonen in Säurealkohol, den ich alle 2—3 Tage wechselte, um möglichst intensiv zu entkalken. Mit

Hilfe der zuerst in Arbeit genommenen Kiefer, die für weitere Zwecke wegen zu starker Maceration des Gewebes nicht mehr zu verwenden waren, stellte ich fest, daß das jüngere Stadium $8\frac{1}{2}$, das ältere ca. 11 Wochen zur völligen Entkalkung gebrauchte. Das Entsäuern in 96% Alkohol, dem etwas Calciumpräcipitat beigelegt war, dauerte 6—8 Wochen, der Alkohol wurde alle 3—4 Tage so lange gewechselt, bis das mehrere Tage darin liegende blaue Lackmuspapier keine Spur der Rotfärbung mehr zeigte. Nach dem Entsäuern wurden die Kiefer 4—6 Tage lang in einer 60% alkoholischen Boraxkarminlösung in toto gefärbt. Allmählich auf abs. Alkohol gebracht, wurden die Stücke in eine Mischung 1:1 von Cedernöl und Alkohol abs. gebracht, dann in reines Cedernöl, in $\frac{2}{3}$ Cedernöl $\frac{1}{3}$ Paraffin, schließlich in Paraffin von 52° C Schmelztemperatur. Die Schnittserien habe ich mit Hilfe eines BECKER'schen Hebelmikrotoms hergestellt. Die Dicke der Schnitte schwankte zwischen 20 und 25 μ . Infolge der mangelhaften Totalfärbung mußte mit Ausnahme des Gießener Stadiums Schnittfärbung vorgenommen werden, und zwar habe ich mit gutem Erfolg teilweise Doppelfärbung von Boraxkarmin und Bleu de Lion angewandt. Ich stellte mir die zur Boraxkarminlösung hinzugefügte 60% alkohol. Bleu-de-Lionlösung in einer Konsistenz her, daß 4—6 Stunden zur differenten Nachfärbung genügten. — Gegenüber der Methode, die Schnitte mit destilliertem Wasser aufzukleben, kann ich der Eiweißwassermethode keinen besondern Vorzug einräumen. Mit dem zum Festhalten der Schnitte von andern benutzten Photoxylin habe ich keine günstigen Erfahrungen gemacht.

Im Zusammenhang mit diesen Untersuchungen begann ich im Frühjahr 1905 eine Arbeit über den Schädelbau von *Castor fiber* L. und *Castor canadensis* KÜHL. Ich bin hierbei, gestützt auf ein Material von gegen 50 Schädeln, zu andern Resultaten gekommen als BRANDT in seiner 1855 erschienenen Arbeit über die Säugetiere Rußlands unter spezieller Berücksichtigung des Bibers. Ich behalte mir vor, meine Untersuchungen hierüber demnächst zu veröffentlichen.

III. Spezieller Teil.

Gießener Stadium, Oberkiefer.

Von diesem Embryo wurden Frontalschnitte durch die rechte Hälfte des Kopfes hergestellt. Leider war der den Kopf teilende Schnitt nicht ganz median verlaufen, sodaß, wie sich später heraus-

stellte, der Schneidezahn des Unterkiefers in der andern Kopfhälfte verblieben war. Wir beginnen nun mit der Untersuchung der Querschnittsbilder, deren Resultat, von der Schnauzenspitze nach den Backenzähnen hin verlaufend, folgendes ist:

Die Lippenfurche senkt sich als eine anfangs flache, im weitem Verlauf tiefer und breiter werdende Rinne in das Bindegewebe hinab. Ihr Lumen ist von unregelmäßig angeordneten, glasklaren Zellen ausgefüllt, die in ihrer Gesamtheit die Lippenfurchenleiste — mur plongeant nach POUCHET u. CHABRY — bilden. Der in den oralen Schichten bereits eingetretene Zerfall dieser Zellen leitet die Bildung des Vestibulum oris ein. Die linguale Rinnenwand erscheint auf dem Querschnitt infolge stärkern Wachstums erheblich länger als die laterale, die Rinne selbst mithin schräg nach außen — labial — gerichtet; auch ist die linguale Wand breiter und massiver und unregelmäßig gegen das Bindegewebe abgegrenzt. Durch allmählich stärker werdende Hervorwölbung des mittlern Rinnenbodens wird die Rinne in 2 Längsfurchen geteilt, von denen die laterale, die eigentliche Lippenfurche bestehen bleibt, während die linguale, die Alveolarrinne, schmaler und schmaler werdend, schließlich verschwindet und in die linguale Rinnenwand übergeht.

Kurz bevor dies stattfindet, sehen wir dicht unter dem Mundhöhlenepithel ein rudimentäres Zähnchen liegen (Fig. A u. B). Es besteht nur aus einem Dentinkäppchen. Die nach vorn und außen gerichtete Spitze liegt in einer Höhlung der lingualen Rinnenwand, der hinten offene Teil des Zähnchens schaut frei in das Bindegewebe hinein. Keine Spur eines Zahnsäckchens ist vorhanden. Eine ähnliche Lage zur Alveolarrinne nimmt auch das von FREUND bei *Lepus* gefundene rudimentäre Zähnchen ein. FREUND schreibt hierüber: „Auf den vordersten Schnitten erscheint die spätere Rinne zwischen Lippe und Alveolarrand als eine zweizipfelige tief eingesenkte Epithelmasse. . . . An der Innenseite der Epithelmasse sitzt der gemeinschaftliche Verbindungsstrang der Schmelzorgane des Rudimentärzähnchens und des großen J an.“ Wie sich aus dem weitem Verlauf der Schnittserie ergibt, liegt das Zähnchen labial und vor der Schmelzleiste des großen Nagezahns, die einige Schnitte dahinter mit dem Mundhöhlenepithel in voller Verbindung ist.

Die Schmelzleiste stellt einen ziemlich breiten zum Schmelzorgan von I_2 führenden Epithelstrang dar, der schon nach wenigen Schnitten labial wie lingual stark zerklüftet erscheint. In ihrem

obern Teile zeigt sie eine deutliche, zum Schmelzorgan führende Gabelung, deren lingualer Ast ein gut entwickeltes freies Schmelzleistenende trägt (Taf. 19, Fig. 1). Zwischen die beiden Äste schiebt sich ein bindegewebiger Keil hinein. Diese Gabelung, die zugleich

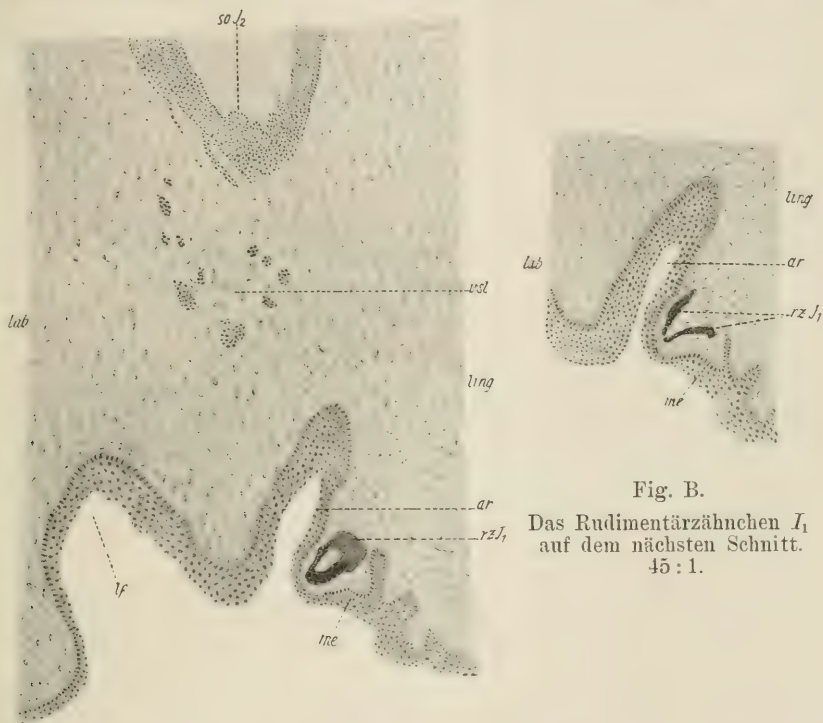


Fig. B.

Das Rudimentärzähnen I_1
auf dem nächsten Schnitt.
45:1.

Fig. A.

Querschnitt durch das Rudimentärzähnen I_1 , aus dem rechten Oberkiefer des Gießener Embryos. 45:1.

ar Alveolarrinne. lf Lippenfurchung. rz Rudimentärzähnen. so Schmelzorgan.
vsl die vordersten Ausläufer der Schmelzleiste des großen Nagezahns.

Anm. Die Abkürzungen gelten für alle Figuren; sofern nichts weiter angegeben, vergl. die Erklärung der Tafeln. — Sämtliche Abbildungen mit Ausnahme der 3 letzten in Taf. 20 sind nach Querschnitten durch die Kiefer hergestellt. Die Textfigg. A—L sowie die Tafelabbildungen 1—9 gehören zur Gießener Serie, die übrigen zum Königsberger jüngeren Stadium.

den distalen Teil (das innere Ende der Schmelzleiste) abschließt, ist vermutlich sekundär durch Zerfall der im Innern gelegenen Zellen entstanden. Die hiermit eingetretene Reduktion der Schmelzleiste gewährt dadurch gleichzeitig einer bessern Ernährung des

Schmelzorgans Raum. Bereits wenige Schnitte dahinter hat sich der labiale Ast von der Schmelzleiste losgelöst, der linguale seine Verbindung mit dem Schmelzorgan aufgegeben; sein mit dem linguale freien Schmelzleistenende im Zusammenhang stehender Rest täuscht das kappenförmige Stadium einer Zahnanlage vor (Taf. 19, Fig. 2).

Schon vorhin bemerkten wir in der Nähe des Mundhöhlenepithels lingual der Schmelzleiste eine Epithelmasse liegen, die jetzt einen aus konzentrisch angeordneten, einschichtigen Zellen bestehenden Ring darstellt (Taf. 19, Fig. 1), der durch einen dünnen Hals mit der Schmelzleiste verbunden ist. Auch labial ist eine ähnliche Bildung angedeutet (Taf. 19, Fig. 1 u. 2), und wenige Schnitte weiter gehen beide Gebilde in das kappenförmige Stadium einer kleinen Zahnanlage über, die ich jedoch nicht mit Sicherheit als solche bezeichnen will (Taf. 19, Fig. 3). Ob sie noch weiterer Entwicklung fähig ist, muß dahingestellt bleiben, da mir ein entsprechend älteres Stadium nicht zur Verfügung stand. Inneres Schmelzepithel mit cylindrisch geformten Zellen sowie äußeres Schmelzepithel sind vorhanden. Die Zellen der Schmelzpulpa sind keine Differenzierung eingegangen. Innerhalb der Kappe liegt schwach verdichtetes Bindegewebe. Die Anlage ist auf 14 Schnitten à 20 μ sichtbar. Auffällig ist mir hierbei der zu Beginn dieser Anlage auftretende, lingual gelegene Epithelring (Taf. 19, Fig. 1), der durch einen dünnen Hals mit der Schmelzleiste in Verbindung steht. Man kann von ihm nicht gut als von einer Epithelperle sprechen, da er nach hinten zu allmählich in den Rand der rudimentären Anlage übergeht. Ich würde ihn demnach als zu der Anlage gehörig betrachten.

Der Nagezahn ist bereits stark verkalkt und an seiner der Mundhöhle zugekehrten Seite von einer Schmelzschicht umgeben. In seinem vordersten Teile, noch bevor die Schmelzleiste zu sehen ist, besteht das leider nicht ganz unversehrt gebliebene Schmelzorgan auf der linguale Seite aus gut entwickeltem Cylinderepithel, an welches sich nach außen eine drei- bis vierfache Zellschicht sogenannten Stützepithels mit abgeplatteten Zellkernen anschließt. Nach der labialen Seite hin geht dieses Stützepithel in ein viel-schichtiges Epithel mit mehr rundlichen Zellkernen über und ist gegen das Bindegewebe unregelmäßig abgegrenzt. Die Zellen des dorsolabial gelegenen innern Schmelzepithels sind eine Differenzierung in Cylinderepithel nicht eingegangen; sie bestehen aus mehr

rundlichen unregelmäßig zusammengesetzten Epithelzellen. Der übrige fast drei Viertel betragende Teil des innern Schmelzepithels ist zu typischem Cyliinderepithel entwickelt. Die histologischen Details in der Weise zu verfolgen, wie ROETTER und SACHSE es bei der Maus durchgeführt haben, war mir nicht möglich, da mir eben nur Frontalschnitte durch den Nagezahn des Oberkiefers zur Verfügung standen. Für solche histologischen Untersuchungen aber eignet sich der Unterkiefer wegen der geringern Krümmung des Zahnes erheblich besser; und dann ist es unerlässlich, um Täuschungen zu vermeiden, auch Längsschnitte durch den Zahn herzustellen. Was mir beim Nagezahn des Bibers besonders auffiel, ist die starke Faltung in seinem hintern Verlauf. Dieser Faltung ist sowohl das Schmelzepithel wie die Dentinpulpa mit ihren Hartsubstanzen unterworfen. Ist sie im jüngern Stadium nur schwach entwickelt (Fig. C), so sehen wir sie



Fig. C.

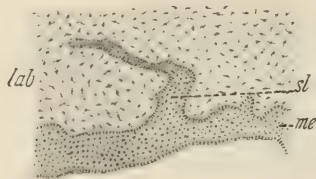


Fig. D.

Fig. C. Faltenbildung des Dentins im hintern Verlauf des obren Nagezahns. Der Pfeil bezeichnet die Richtung nach der Mundhöhle. 45:1.

Fig. D. Schmelzleiste mit labialem Ausläufer zwischen Id_2 und Ausmündung des STENSON'schen Kanals. 60:1.

im ältern in bedeutender Ausbildung. Am Grunde des Zahnes finden wir noch ursprünglichere Verhältnisse vor. Die Dentinpulpa ist von 3 Seiten vom Schmelzorgan umgeben; an ihrem untern Ende geht das innere in das gut erkennbare äußere Schmelzepithel über. Die labiale Seite des Schmelzorgans ist besser ausgebildet als die nasale; es liegt hier auch eine breitere Schicht Stützzellen zwischen den beiden Randschichten.

Bis kurz vor der Ausmündung des STENSON'schen Ganges zeigt sich die Schmelzleiste als ein nur flach ins Bindegewebe hineinragender Wall mit einem auf einer großen Zahl von Schnitten sichtbaren labialen Ausläufer. Er liegt fast rechtwinklig zur Leiste und ziemlich parallel dem Mundhöhlenepithel. Die Querschnittsbilder gleichen denen, die LECHE von der Schmelzleiste bei *Erinaceus* (tab. 3, fig. 17) gezeichnet hat (Fig. D). Dann taucht die Schmelzleiste

etwas weiter labial tief ins Bindegewebe hinein, und neben der Ausmündung des STENSON'schen Kanals stellt sie auf wenigen Schnitten ein Bild dar, das einer rudimentären Anlage nicht unähnlich ist (Taf. 19, Fig. 4a—d). 12 Schnitte weiter ist an der entsprechenden Stelle eine der vorigen Anlage ähnliche Epitheleinsenkung sichtbar. Ob beide Gebilde in morphologischem Zusammenhange stehen,

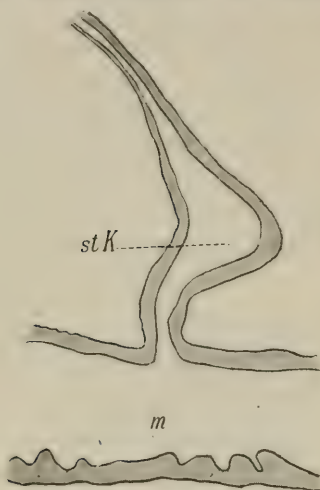


Fig. E.

Mündung des STENSON'schen Kanals in die Mundhöhle bei *Spermophilus leptodactylus*. *m* Mundhöhle. (Vgl. Taf. 19, Fig. 4a.) 45:1.

ist zweifelhaft. Erwähnenswert ist die hinter diesen Anlagen scharf ausgeprägte, in die Zahnleiste übergehende Mundhöhlenepithelfurche. Bei Durchsicht des mir von Herrn Dr. ADLOFF in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellten Materials an Schnittserien durch die Kiefer verschiedener Nagetiere fiel mir der Unterschied in der Form des STENSON'schen Kanals bei *Castor* und z. B. *Spermophilus* auf. Bei letzterm ist die innere Wand des Kanals vor seiner Ausmündung in die Mundhöhle medianwärts starkwinklig gebogen (Fig. E), sodaß der Gang an dieser Stelle beträchtlich verbreitert wird. Bei *Castor* tritt eine derartige Ausbuchtung nicht ein, der Gang bleibt vielmehr in seinem ganzen Verlauf

ziemlich gleichmäßig breit (Taf. 19, Fig. 4a). Bei *Sciurus* ist er ähnlich geformt wie bei *Spermophilus*, wie aus der von FREUND gegebenen Abbildung hervorgeht. Es sei mir hier gestattet, auf einen durch die Lage des STENSON'schen Kanals bedingten Unterschied zwischen *Hyrax* und den Nagetieren hinzuweisen. Bei *Hyrax* verläuft der Kanal von der Nasenhöhle aus schräg nach vorn, seine Ausmündung in die Mundhöhle erscheint daher weit nach vorn gerückt. Bei den Nagetieren dagegen erstreckt er sich von der Nasenhöhle aus schräg nach hinten, sodaß hier die Ausmündungsstelle relativ weit zurückliegt.

Etwa 50 Schnitte weiter — die Zahnleiste ist immer deutlich zu verfolgen — sehen wir an ihrem freien Ende eine Epithelperle liegen; sie sitzt dem lingualen Randepithel der Leiste auf. Der labiale Rand endigt frei im Bindegewebe. An Stelle der Epithel-

perle tritt eine auf 7 Schnitten sichtbare Bildung auf, wie sie Taf. 19, Fig. 5 darstellt. Hiernach wird die Zahnleiste wieder erheblich breiter und zeigt auf dem Querschnitt Bilder mannigfacher Form. Ein labialer Ausläufer wird sichtbar, während der linguale Ast tief ins Bindegewebe hineintaucht, die Richtung verkündend, in der weiter nach hinten zu die Backenzahnanlagen auftreten. Der von einem soliden Sockel in der Nähe des Mundhöhlenepithels ausgehende labiale Ausläufer findet sich auf etwa 12 Schnitten vor, deren einige den Eindruck einer rudimentären Anlage gewähren (Fig. F). Es scheint dies die Gegend zu sein, in der ADLOFF bei *Spermophilus* und *Sciurus* noch Reste einer Eckzahnanlage gefunden hat. Oberhalb und etwa in der Mitte dieses Gebildes liegt eine gut markierte Epithelperle. Der in Fig. G mit x bezeichnete Zapfen des Mundhöhlenepithels tritt auf einem der nächsten Schnitte direkt mit dem lingualen Ast der Zahnleiste in Verbindung. Gleichzeitig hiermit erscheint labial neben der Leiste eine auf 10 Schnitten sichtbare Epithelmasse, die eigenartig genug gestaltet ist, um nicht unerwähnt zu bleiben. Auf dem Querschnitt etwa durch die Mitte sehen wir einen breiten Epithelring, bestehend aus mehrschichtigen Cylinderzellen, die eine Masse von unregelmäßig angeordneten Zellen mit großen rundlichen Kernen umschließen. Der hintere Teil dieses Epithelkörpers ist mit der Zahnleiste in Verbindung oder ihr wenigstens stark genähert. Mit seinem Verschwinden löst sich die Leiste von dem vorhin mit x bezeichneten Zapfen des Mundhöhlenepithels los und tritt wieder mit dem weiter labial gelegenen in Verbindung, wie in Fig. H angedeutet und aus Taf. 19, Fig. 6 ersichtlich ist. Dies Bild zeigt zugleich labial einen kleinen, anfangs gegabelten Sproß, der auf mehreren Schnitten zu sehen ist und nach hinten zu auf dem Querschnitt in ein auf einem dünnen Halse sitzendes, deutlich ausgeprägtes Kölbchen endigt. Das Ganze, einer kleinen rudimentären Anlage nicht unähnlich, wird man wohl am ehesten für nichts weiter als einen labialen Ausläufer der Zahnleiste halten. Wenige Schnitte vor dem ersten Backenzahn mündet der Gang der STENSON'schen Drüse in den noch ungeteilten Tränennasenkanal.

Noch bevor die Anlage von Pd_4 auf den Schnitten erscheint, ist das freie Ende der tief ins Bindegewebe tauchenden Zahnleiste stark kolbig verdickt und von einer breiten Schicht verdichteten Bindegewebes umgeben (Taf. 19, Fig. 6). Die kolbige Anschwellung ist vor der Mitte von Pd_4 am intensivsten und scheint hier die lebhafteste Aktion zu weiterer Entwicklung entfalten zu wollen.

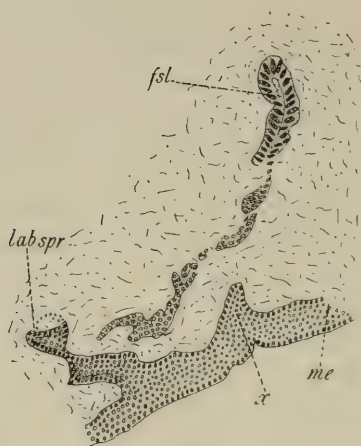


Fig. F.

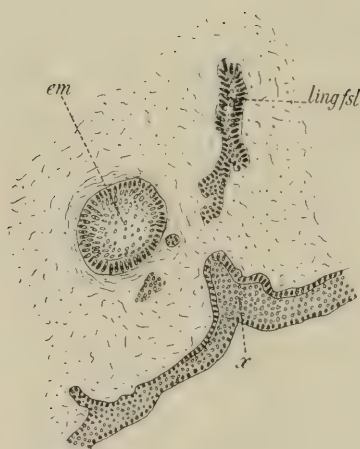


Fig. G.

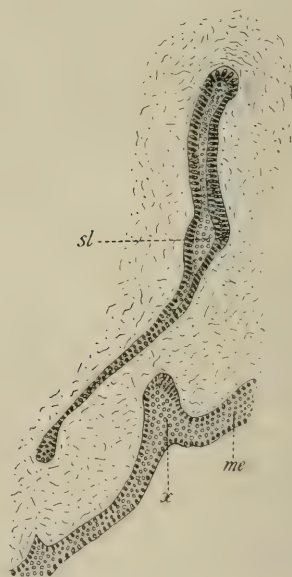


Fig. H.

Fig. F. Schmelzleiste mit einem vom Mundhöhlenepithel direkt ausgehenden labialen Sproß. 60:1.

Fig. G. Epithelmasse (*em*) labial neben der Schmelzleiste liegend. 60:1.

Fig. H. Die Schmelzleiste vor dem Erscheinen des ersten Backenzahnes. 6 Schnitte weiter siehe das Bild Taf. 19, Fig. 6. 60:1.



Fig. J.

Kombinationsbild von Pd_1 im Unter- und Oberkiefer. Der Epithelkörper im Unterkiefer liegt 20 Schnitte von dem des Oberkiefers entfernt. 20:1.

dp Dentinpulpa. *z* Zunge. *zs* Zahnsäckchen.

Auch sind hier die Randzellen zu besonders hohen und dicht stehenden Cylinderzellen entwickelt und von einer straffen Schicht Bindegewebsfasern umgeben. Pd_4 steht auf dem glockenförmigen Stadium. Auf einem Schnitte ungefähr durch die Mitte des Zahnes ist das freie Zahnleistenende nur mittelmäßig ausgebildet und unterscheidet sich wenig von dem z. B. bei Molaren gefundenen. Dem innern Schmelzepithel liegt ein mehrschichtiges Stützepithel an, das in ein weitmaschiges Pulpagewebe übergeht. Ist das äußere Schmelzepithel lingual regelmäßig begrenzt, so weist die labiale Wand verschieden tiefe Faltungen auf, in die Bindegewebe hineingewachsen ist. Hartschubstanz ist noch nicht vorhanden. Die Entwicklung des innern Schmelzepithels ist auf der der Papillenspitze zugewandten Seite am weitesten vorgeschritten. Nicht unterlassen will ich es, auf 2 Epithelkörper hinzuweisen, die im Bereiche von Pd_4 in beiden Kiefern vorkommen. Der eine liegt im Oberkiefer labial dem äußern Schmelzepithel an, der andere lingual im Unterkiefer gelegene berührt das innere Schmelzepithel und wird von dem ihm anliegenden Stützepithel umschlossen. Fig. J veranschaulicht ein Kombinationsbild aus 2 Schnitten, da der Epithelkörper im Unterkiefer etwas später erscheint als sein oberer Nachbar. Diese beiden Bildungen sind wohl zu unterscheiden von sog. Epithelperlen, die in den meisten Fällen aus einer einschichtigen Lage konzentrisch angeordneter länglicher Zellen bestehen und nicht selten zur Zeit der Reduktion von Zahnleiste oder Teilen des Schmelzorgans zu finden sind. Hier handelt es sich um massive, relativ größere Kugelpörper, die zu äußerst aus 2—3 Zellschichten mit kleinen, mehr länglichen Kernen, im Innern aus großen rundlichen Zellen bestehen (Taf. 19, Fig. 7). Letztere, namentlich die innersten, haben die Karminfärbung nicht angenommen; sie sind von goldgelber Farbe und machen den Eindruck, als wenn sie einem Verhornungsprozeß unterliegen.

Im letzten Drittel von Pd_4 liegt im Oberkiefer in der Nähe des Mundhöhlenepithels ein kleiner, labialer Ausläufer der Zahnleiste, der schon bei schwacher Vergrößerung durch seine intensivere Färbung auffällt (Taf. 20, Fig. 8). Er ist auf 4 Schnitten sichtbar und besitzt die Form einer kleinen Kappe, deren Lichtung mit schwach verdichtetem Bindegewebe ausgefüllt ist. Ich will dahingestellt sein lassen, ob wir es hier auch nur mit einer Reduktionserscheinung der Zahnleiste zu tun haben. — Im weiteren Verlauf finden sich noch mehrfach an der Stelle, wo dieses Gebildes gesessen, labiale Ausläufer der Zahnleiste, ebenso zwischen Pd_4 und M_1 , wo

die Formverhältnisse auf einer Reihe von Schnitten ganz eigenartige sind (Taf. 20, Fig. 9). Auch hier sieht man auf mehreren Schnitten im Zusammenhang mit der Zahnleiste eine labiale Epithelbildung, die in ihrer Form an eine rudimentäre Anlage erinnert. Andere Ausläufer sind am Ende kolbig verdickt, auf einer kurzen Strecke sogar mit einer deutlichen Einkerbung versehen. Mit Ausnahme eines kleinen Stückes im Bereich vom M_1 hat die Zahnleiste nunmehr die Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel aufgegeben und ragt frei ins Bindegewebe hinein.

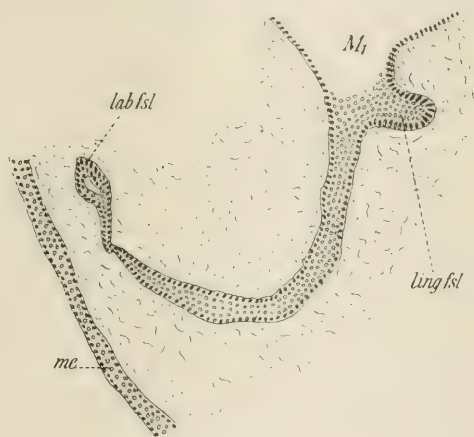


Fig. K.

Die Schmelzleiste von M_1 im Oberkiefer. 60:1.

M_1 steht ebenfalls auf dem glockenförmigen Stadium; ein gut ausgeprägtes, linguales, freies Schmelzleistenende ist vorhanden. Der labiale, frei endigende Teil der Zahnleiste erscheint auf dem Querschnitt kolbig verdickt (Fig. K). Diese bis fast zum Ende der Leiste reichende Verdickung zeigt in ihrem weiteren Verlauf einen von einzelnen Bindegewebszellen ausgefüllten Hohlraum, der in eine labialwärts offene Rinne ausläuft. Hinter M_1 ist die Zahnleiste bis zum Schluß ohne Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel.

M_2 steht auf dem kappenförmigen Stadium. Von M_3 ist noch keine Spur vorhanden.

Unterkiefer.

Im Unterkiefer ist nichts von rudimentären Anlagen vorhanden, auch fehlt die Zahnleiste in der Lücke vollständig. Bemerkenswert

ist ein im Bereich von M_1 gefundener labialer Ausläufer (Fig. L), der mit Ausnahme eines kleinen Stückes direkt mit dem Mundhöhlenepithel verwachsen ist. Er erinnert sehr an den entsprechenden Epithelzapfen im Oberkiefer und ist nur etwas jünger als dieser,

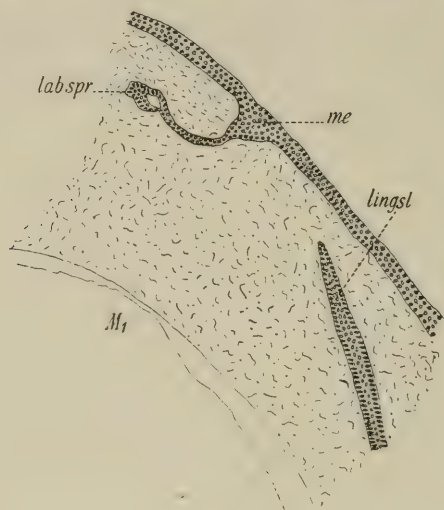


Fig. L.

Bild der Schmelzleiste im Bereiche von M_1 im Unterkiefer. 60:1.

was daraus hervorgeht, daß er kleiner ist und daß der in der Verdickung gelegene Hohlraum sich noch nicht öffnet, sondern mit allmählichem Engerwerden schließlich verschwindet. Das linguale freie Zahnleistenende von Pd_4 verhält sich genau so wie das entsprechende im Oberkiefer. M_1 trägt ebenfalls ein gutentwickeltes, linguales freies Zahnleistenende.

Zusammenfassung.

Ganz vorn im Kiefer, dicht unter dem Mundhöhlenepithel und labial neben der Schmelzleiste von I_2 liegt ein kleines, rudimentäres Zähnchen, bestehend nur aus einem Dentinscherbchen, lose in unverdichtetes Bindegewebe eingebettet. I_2 besitzt ein gut ausgeprägtes, linguales freies Schmelzleistenende. Die Schmelzleiste ist in der ganzen Lücke deutlich zu verfolgen. Neben der Ausmündung der STENSON'schen Gänge senkt sich die Leiste auffallend tief ins Bindegewebe hinab mit einer labialen Einbuchtung am Ende. Das linguale freie Schmelzleistenende von Pd_4 ist vor der Mitte

dieses Zahnes am stärksten kolbig angeschwollen und verrät hier die Stelle, von der aus der Ersatzzahn P_4 sein Wachstum beginnen wird. M_1 besitzt ebenfalls lingual ein wohl ausgebildetes freies Schmelzleistenende; der labiale Teil der Leiste ist am Ende kolbig verdickt. Dasselbe gilt mutatis mutandis auch für die Backenzähne des Unterkiefers. M_2 ist kappenförmig, M_3 noch nicht angelegt. Außerdem befinden sich im Oberkiefer eine Reihe von Bildungen der Schmelzleiste, die teilweise rudimentären Anlagen nicht unähnlich sind: so im Anschluß an die Schmelzleiste von I_2 , in der Eckzahngegend, vor und neben Pd_4 und zwischen Pd_4 und M_1 .

Königsberger Stadium I.

Oberkiefer.

Bei diesem Embryo ist das rudimentäre Zähnchen ebenfalls vorn dicht unter dem Mundhöhlenepithel und zwar ein wenig labialwärts der Anlage von I_2 gelegen. Es hat gegenüber dem vorigen an Größe und Masse zugenommen und gleicht in seiner Gestalt einer kleinen Kuppe, deren offener Teil nach hinten und lingual ins Bindegewebe hineinschaut. Nichts von einem Schmelzorgan oder einer Dentinpulpa ist zu sehen (Fig. M). Nach der teilweise unregelmäßigen Umrandung zu schließen, scheint es den Höhepunkt seiner Entwicklung überschritten zu haben. In seiner Form erinnert es an das von WOODWARD bei der Maus und ADLOFF bei *Spermophilus* und *Sciurus* gefundene Zähnchen.

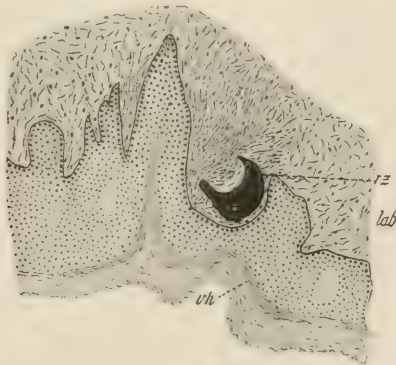


Fig. M.

Rudimentärzähnchen aus dem Oberkiefer des Königsberger Embryos. 45:1.

vh verhornte Schicht des Mundhöhlenepithels.

Der Nagezahn ist gegenüber dem vorigen Stadium entsprechend weiter entwickelt, seine Spitze ist stark verkalkt und massiv. Ein linguales freies Schmelzleistenende ist nicht vorhanden. Hinter der Stelle, wo die Schmelzleiste gesessen, geht vom Mundhöhlenepithel ein flacher, breiter Sockel mit fingerförmigen Ausläufern ins Bindegewebe hinein. Erfreulicherweise finden sich dort etwa, wo im vorigen Stadium die in Taf. 19, Fig. 3 geschilderte Anlage zu sehen war, auf einer Reihe von Schnitten sichtbare Epithelreste vor, die noch deutlich eine der vorigen Anlage ähnliche Anordnung erkennen lassen (Fig. Na, b, c): an einem dünnen, vom Mundhöhlenepithel

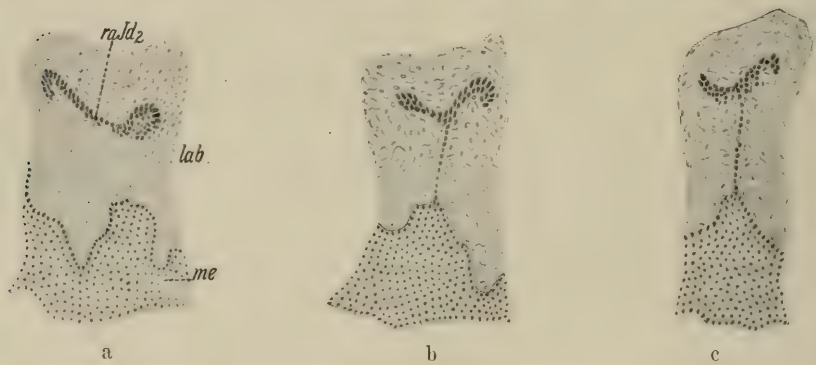


Fig. N.

Rudimentäre Anlage von Id_2 Königsberger Stadium (vgl. Taf. 19, Fig. 3). 60:1.
Die 3 Schnitte a, b u. c folgen unmittelbar aufeinander.

ausgehenden Stielchen sitzen unregelmäßig geformte Epithelmassen, die im ganzen einer flachen Schale gleichen. Hinter dieser Anlage, die bereits ihrer Reduktion entgegengeht, ist die Schmelzleiste kaum zu erkennen, da sie sich nur wenig oder gar nicht über das Niveau des benachbarten Epithels erhebt; nur hier und da sendet sie schmale Zapfen ins Bindegewebe, die vereinzelt am Ende knopfartig verdickt sind. Auch eine tiefe Zahnfurche ist sichtbar, die um so flacher und breiter wird, je mehr wir uns der Ausmündung des STENSON'schen Kanals nähern; neben dem lingualen Furchenrand mündet der Kanal in die Mundhöhle. Die Schmelzleiste bietet in dieser Gegend nichts Bemerkenswerthes, außer daß sich vom Mundhöhlenepithel aus 3 kurze, solide Zapfen ins Bindegewebe hineinsenken. Nur vor der Ausmündung des Kanals finden wir mehrere tiefere Epithelzapfen, von denen der kürzeste 2 seitliche Zacken trägt.

Unmittelbar hinter der Ausmündungsstelle sehen wir den einen der Epithelzapfen etwa in der Mitte auf 2 Schnitten eingeschnürt. Dasselbe Bild bietet sich uns nach 45 Schnitten à 20 μ an einer weiter labial gelegenen Epitheleinsenkung dar. Hier ist die Einschnürung auf 6 Schnitten zu verfolgen. Das Ganze gewährt den Eindruck eines länglichen Kölbchens, das mit einem nach hinten zu dünner werdenden Halse dem Epithelzapfen aufsitzt. Weiterhin ist die Schmelzleiste als eine tiefe Epitheleinsenkung zu verfolgen. Ca. 100 Schnitte hinter dem eben genannten Kölbchen zeigt sich oberhalb der Schmelzleiste eine kleine Epithelmasse, die, allmählich größer werdend, mit der Leiste auf 2 Schnitten in Verbindung tritt. Sie verschwindet umgekehrt in derselben Weise, wie sie zum Vorschein kam (Fig. O). Dahinter tritt die Leiste allmählich wieder in das Niveau des Mundhöhlenepithels zurück, um erst unterhalb Pd_1 als kurzer Sockel mit einem lingualen Ausläufer ins Binde-



Fig. O.

Die Schmelzleiste zwischen dem STENSON'schen Kanal und den Backenzähnen. 60:1.

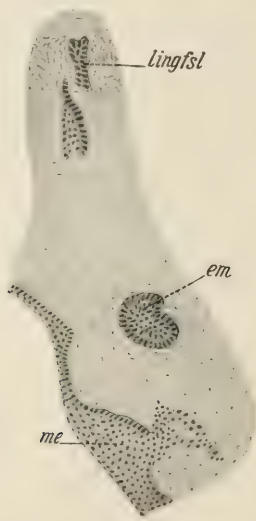


Fig. P.

Epithelmasse im Zuge der Schmelzleiste vor Pd_1 liegend. 60:1.

gewebe einzutauchen. Bald wird das freie Schmelzleistenende des ersten Backenzahnes sichtbar. Im Zuge seiner Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel liegt in der Nähe des letztern ein nach hinten zu in sich abgeschlossenes Epithelgebilde, das in seinem vordern Teile direkt mit der Schmelzleiste zusammenhängt (Fig. P). Ist die

kolbige Verdickung des freien Schmelzleistenendes nur schwach entwickelt, so bildet das darum gelegene Bindegewebe eine weite, kuglige Hülle von straff geschichteten Fasern. Zwischen Schmelzleiste und Bindegewebe liegt ein — wenigstens auf den Schnittbildern sichtbarer — Hohlraum (Fig. Q a u. b). Auf den ersten Blick

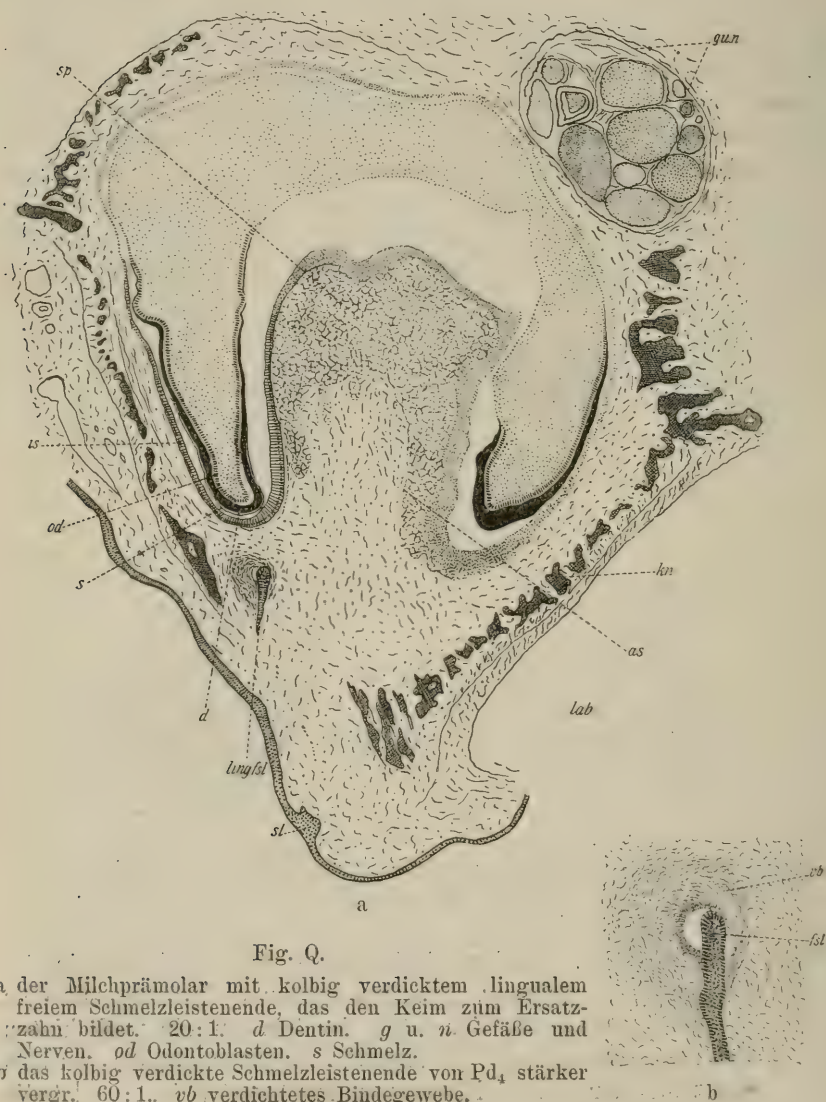


Fig. Q.

- a der Milchprämolare mit kolbig verdicktem lingualem freiem Schmelzleistenende, das den Keim zum Ersatzzahn bildet. 20:1. d Dentin. g u. n Gefäße und Nerven. od Odontoblasten. s Schmelz.
- b das kolbig verdickte Schmelzleistenende von Pd_4 stärker vergr. 60:1. vb verdichtetes Bindegewebe.

gewährt das Ganze den Eindruck des knospenförmigen Stadiums einer Zahnanlage und stimmt überein, wie sich später ergibt, mit der knospenförmigen Anlage des letzten Molaren in diesem Stadium; auch dort liegt zwischen der Epithelknospe und der bindegewebigen Hülle ein Hohlraum.

Labial neben der Schmelzleiste befindet sich dem äußern Schmelzepithel eng anliegend und von dessen äußerster Zellschicht umschlossen ein kugliger Epithelkörper, der in Größe, Lage und Bau sehr an den bei Pd_1 des vorigen Stadiums gefundenen erinnert. Nach 5 Schnitten tritt freilich eine Veränderung in seinem Aussehen insofern ein, als die Epithelmasse sich weiter vom Schmelzepithel entfernt, größer wird und von einer stärkern, lose anliegenden Hülle umgeben ist. Der Körper selbst macht mit seinen locker geschichteten Zellen den Eindruck beginnender Reduktion. Wenn seine letzten Spuren verschwunden sind, tritt etwas weiter lingual analog in Lage und Form ein zweiter Epithelkörper auf. Er ist auf 9 Schnitten sichtbar und liegt gegenüber der Spitze eines Zahnkegels. Die Schmelzleiste im Bereich des ersten Backenzahns stellt einen dünnen, vielfach unterbrochenen Strang dar, der seine Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel größtenteils aufgegeben hat.

Der Milchprämolare ist gleich dem Nagezahn bereits stark verkalkt. Er besteht aus mehreren Dentinkegeln von verschiedener Größe, die teilweise am Grunde zusammenhängen und an der Spitze und den ihr benachbarten Seitenteilen von einer Schmelzschicht umgeben sind. Das innere Schmelzepithel bekleidet fast die ganze Dentinpulpa; es füllt alle innern Falten aus und ist nur an den Stellen schwach entwickelt, an denen die Schmelzbildung unterbleibt. Die Schmelzpulpa ist kräftig ausgebildet und vollständig von dem äußern Schmelzepithel begrenzt. Das freie Ende der stark reduzierten Schmelzleiste zeigt im weitem Verlauf auf dem Querschnitt die Form einer Öse. Kurz nach Erscheinen des ersten Molaren sehen wir in der Nähe des Mundhöhlenepithels einen labialen Ausläufer der Schmelzleiste, dessen Ende eine leichte Anschwellung zeigt. Im Bereich von M_1 ist die Schmelzleiste nur für sehr kurze Strecken mit dem Mundhöhlenepithel verbunden. Merkwürdigerweise ist auch M_1 im Besitz zweier Epithelkörper, die sich in nichts von den bei Pd_1 konstatierten unterscheiden. Sie liegen genau an den entsprechenden Stellen und zeigen denselben Bau mit der einzigen Ausnahme, daß sie fester gefügt sind als alle ihre vordern Nachbarn — ein Zeichen ihres geringern Alters. Auch in diesem Stadium

besitzt M_1 ein gut entwickeltes linguales Schmelzleistenende mit knopfförmiger Verdickung. Die Bindegewebspapillen sind von einem feinen Dentinsaum umgeben, Schmelz ist noch nicht ausgeschieden. Das letzte Drittel von M_1 bietet noch manches Interessante: Statt der bisher regelmäßigen Begrenzung des äußern Schmelzepithels labial neben der Schmelzleiste treten Zacken und Ausläufer von verschiedener Größe auf, schräg nach der Schmelzleiste hinzeigend. Es kann sich hier kaum um eine Reduktionserscheinung handeln, da die Ausscheidung der Hartsubstanzen noch nicht erfolgt bzw. im ersten Entstehen ist. Ferner sehen wir von einem erst jetzt auf-



Fig. R.

Die Schmelzleiste im Bereiche des ersten Molaren mit labialem Ausläufer; lingual hiervon eine selbständige neue Schmelzleiste.

tretenden Sockel des Mundhöhlenepithels aus einen labialen Zapfen ins Bindegewebe hineintauchen, während die Schmelzleiste selbst mit der lingualen Ecke des Sockels in Verbindung tritt. Die Bilder sind hier ähnliche wie die im Gießener Stadium. Lingual neben diesem Sockel liegen 2—3 kleine Leisten, die sich scharf vom Mundhöhlenepithel abheben, in ihrer Richtung parallel der Schmelzleiste laufen und zum Teil am Ende verdickt sind. Eine dieser Leisten ist besonders gut entwickelt (Fig. R). Es wäre die Ansicht nicht von der Hand zu weisen, daß es sich hier um die letzten Reste einst vorhanden gewesener Schmelzleisten handele. Der vorhin erwähnte

von dem Epithelsockel ausgehende labiale Zapfen ist auf einer großen Zahl von Schnitten vorhanden. Er geht schließlich in das labiale freie Ende der Schmelzleiste von M_1 über.

M_2 steht auf dem glockenförmigen Stadium. Ein wohlausgebildetes linguales freies Schmelzleistenende ist vorhanden. Labial der Schmelzleiste befindet sich der innern Wand des äußern Schmelzepithels anliegend ein Epithelkörper von bekannter Struktur. Seine Lage gleicht genau der des Epithelkörpers bei Pd_1 im Oberkiefer des Gießener Stadiums. Labial nahe der Schmelzleiste ist hier noch deutlicher wie beim vorigen Zahn das äußere Schmelzepithel mit Ausläufern versehen, die mit ebensolchen von der Schmelzleiste ausgehenden korrespondieren. Man wird hierdurch lebhaft an die von ADLOFF beobachteten Verwachsungsvorgänge bei Backenzähnen von *Spermophilus* erinnert.

M_3 befindet sich auf dem knospenförmigen Stadium, seine Entwicklung ist der von Pd_1 etwas voraus. Unmittelbar hinter dieser Anlage hört die Schmelzleiste vollständig auf.

Unterkiefer.

Von diesem Stadium habe ich durch den Unterkiefer sowohl Frontal- als auch Sagittalschnitte hergestellt. Von Rudimentärzähnen oder sonstigen rudimentären Gebilden habe ich im Unterkiefer nichts gefunden; ebenso fehlt in der Lücke die Schmelzleiste vollständig und ist selbst innerhalb der Backenzahnregion nur in spärlichen Resten vorhanden.

Nicht weit von der Spitze des Nagezahnes entfernt senkt sich eine kurze solide Schmelzleiste vom Mundhöhlenepithel zum Schmelzorgan hinab. Letzteres stellt auf einem Querschnitt etwa durch die Mitte des Zahnes folgendes Bild dar: Zwei Drittel des fast kreisrunden Dentinmantels sind ventral von Schmelz umgeben, dem ein aus hohen Cylinderzellen bestehendes inneres Schmelzepithel anliegt. Nach den Rändern des Schmelzmantels zu nehmen die Cylinderzellen ziemlich schnell an Höhe ab, sodaß seine Wandung an diesen Stellen in eine feine Linie ausläuft. Ob sich hieran ein einschichtiges, aus platten Zellen bestehendes Epithel als Bekleidung des von Schmelz freien Dentins anschließt, muß ich zunächst dahingestellt sein lassen.

Da es sich hier lediglich um histologische Fragen handelt, möchte ich die Besprechung der Untersuchungen anderer Autoren am persistierenden Schmelzorgan des Nagezahnes vorwegnehmen und sie in diesem Teil meiner Arbeit erörtern.

Nach A. v. BRUNN soll bei *Mus decumanus*, wenn die Bildung des persistierenden Schmelzorgans beginnt, eine Veränderung an dem auf der schmelzfreien Seite liegenden Schmelzepithel vor sich gehen: „Dasselbe wird nämlich mit Ausnahme des am weitesten nach hinten gelegenen Teils von Bindegewebe durchwachsen, welches vom Knochen bis zur oberflächlichsten Schicht des neugebildeten Dentins geht und die Verbindung beider herstellt, das Alveolardentalperiost.“ v. BRUNN schildert alsdann eingehender diesen Durchwachsungsprozeß, von dem die in der Nähe des Umschlagsrandes gelegenen Teile des Schmelzepithels verschont bleiben. Hier behält das Epithel die Beschaffenheit bei, welche die vordere Partie vor der Durchwachsung zeigte. Am Umschlagsrand dagegen, dort, wo inneres und äußeres Schmelzepithel ineinander übergehen, weisen die Zellen deutliche Cylinderform auf. „Dieser Umschlagsrand,“ fährt v. BRUNN fort, „ist stets der am weitesten nach hinten reichende Teil des gesamten Zahn- und Zahnbildungsgewebes, speziell reicht er stets eine Strecke weiter nach hinten als die äußerste Grenze des Odontoblastenlagers. In diesem Zustande bleibt das Schmelzorgan des Zahnes der Ratte — und, wie ich nach Untersuchungen am Meer-schweinchen und Kaninchen hinzufügen kann, auch anderer, wahrscheinlich aller Nagetiere — während des ganzen Lebens.“

Demgegenüber haben ROETTER und SACHSE durch genaue Untersuchungen bei *Mus musculus* var. alb. festgestellt, daß am persistierenden Schmelzorgan das innere Schmelzepithel an der schmelzfreien Seite des Zahnes nicht von Bindegewebe durchwachsen wird und zugrunde geht, sondern in Form einer dünnen Scheidewand aus einschichtigen platten Zellen bestehend erhalten bleibt. Durch mechanisch-theoretische Erwägungen kommt SACHSE zu dem Resultat, daß eine solche Hülle zwischen Dentin und dem aus straffen Bindegewebsfasern gefügten Alveolarperiost durchaus notwendig sei, um das Vorwärtsgleiten des immerwachsenden Zahnes zu erleichtern bzw. überhaupt zu ermöglichen.

Da mir von vornherein SACHSE's Deduktionen plausibel waren, so erwartete ich um so eher, das fragliche Gewebe auch bei *Castor* zu finden. Ich konnte aber nichts dergleichen nachweisen, die Bindegewebsfasern reichten direkt bis ans Dentin heran. Daher stehe ich nicht an zu behaupten, daß das Verhalten des innern Schmelzepithels während seiner Entwicklung durchaus nicht bei allen Nagern das gleiche zu sein braucht, wie es die genannten Autoren in negativem oder positivem Sinne annehmen. A. v. BRUNN hat nicht nur

bei *Mus*, sondern auch bei *Lepus* und *Cavia* den Durchwachungsprozeß beobachtet. Zugegeben, er habe sich bei *Mus* geirrt, so können doch die Verhältnisse bei den beiden andern Gruppen tatsächlich so gelegen haben. Wenn ein Epithelgewebe einen solchen von SACHSE angenommenen Zweck erfüllen soll, so muß es meiner Meinung nach ebenso durabel sein wie das daran grenzende Bindegewebe; ja es müßte von viel zäherer Konsistenz sein, da es beim Wachstum des Zahnes erheblich größeren mechanischen Reizen ausgesetzt wäre als das Bindegewebe. Folglich wird man eine derartige Epithelwand, mag sie einen noch so dünnen Saum darstellen, schwerlich, selbst bei weniger gutem Erhaltungszustand des Gewebes, übersehen können. Im Gießener Stadium ging, wie bereits erwähnt, das Cylinderepithel an der betreffenden Stelle in ein mehrschichtiges Epithel mit mehr flachen oder rundlichen Zellen über, eine deutliche Grenze zwischen Dentinpulpa und Bindegewebe bildend. Im nächstältern Stadium war eben nichts mehr davon zu sehen. Nach alledem scheint mir die Frage nach dem Bau des persistierenden Schmelzorgans der Nagetiere noch nicht genügend geklärt zu sein.

Wir kehren zur weiteren Betrachtung des obigen Querschnittsbildes zurück: an das Schmelzepithel schließt sich nach außen ein mindestens zweischichtiges Stützepithel an, das mit einer größeren Zahl sog. Stützleisten versehen ist. Diese sind etwa 2—4 Zellenlagen hoch und ungefähr 2—3 Lagen breit; gewöhnlich an der Spitze etwas schmaler als am Grunde. Hierin stimmt der Biber mit andern Nagern überein, so mit der Gattung *Mus*, für die ROETTER und SACHSE den gleichen Bau des Stützepithels festgestellt haben. Die Rillen zwischen den Leisten sind von Bindegewebe ausgefüllt. Es handelt sich hierbei zweifellos um eine Vergrößerung der Oberfläche des Stützepithels, welches dadurch um so ausgiebiger die vom Bindegewebe besorgte Ernährung der eigentlichen Schmelzbildner, der Ameloblasten, vermitteln kann. Das sog. Stützepithel dient also einerseits, wie schon sein Name sagt, dem Ameloblastenlager als Stütze, andererseits übt es eine vegetative Funktion aus. Welche von beiden Funktionen die wichtigere, und ob der Name Stützepithel, der nur die eine charakterisiert, gerechtfertigt ist, läßt sich schwer entscheiden. Verfolgen wir die Stützleisten weiter nach vorn zu, so sehen wir, daß die Lücken zwischen ihnen immer schmaler, die Leisten selbst aber ganz allmählich höher, etwa 4—5 Zellenlagen hoch werden. In der Nähe der Zahnspitze treten sie schließlich der Zahnform entsprechend so dicht zusammen, daß

sie eine einheitliche Masse darstellen. Nach hinten zu dagegen treten die Leisten weit auseinander und werden allmählich so niedrig, daß sie in das Niveau des Stützepithels zurücktreten. Am Grunde und an der Spitze des Zahnes ist auch die im Zwischenteil vermißte Fortsetzung des Cylinderepithels in Form eines dichten Epithel-
saumes mit kleinen rundlichen Zellen zu sehen.

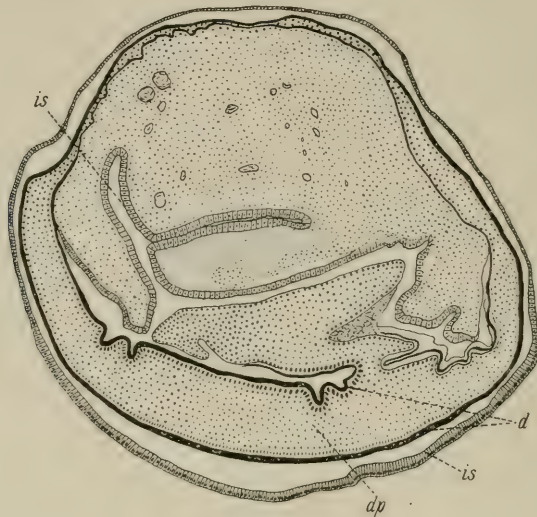


Fig. S.

Die Faltenbildung am Grunde des Nagezahnes im Unterkiefer. 25:1.

Eine interessante Erscheinung, die meines Wissens bisher bei keinem andern Nager an den Schneidezähnen beobachtet wurde, ist die schon vorhin erwähnte komplizierte Faltenbildung am Grunde des Zahnes. Sie beginnt auf der lingualen Seite und verläuft schräg nach unten und hinten. Am stärksten ausgebildet ist sie auf der Unterseite, der Schmelzseite, des Zahnes. Hier sieht man ein Durcheinander von vielen Falten und Windungen (Fig. S), deren Bau wohl nur mit Hilfe plastischer Konstruktionen zu verstehen wäre. Wir haben es hier zweifellos wieder mit einer Einrichtung zu tun, die es auf Vergrößerung eines produktiven Gewebes abzielt, in diesem Falle, um am Grunde des Zahnes eine intensivere Neubildung hauptsächlich von Dentin herbeizuführen.

Zusammenfassung.

Im Oberkiefer liegt ebenfalls dicht unter dem Mundhöhlenepithel ein rudimentäres Zähnchen. Es ist, seiner Lage und Form nach zu schließen, zweifellos dasselbe wie im vorigen Stadium, nur etwas größer und massiver und bereits in Reduktion begriffen.

Auch die im vorigen Stadium in Taf. 19, Fig. 3 geschilderte Anlage hinter der Schmelzleiste ist hier vorhanden. Sie scheint, wie aus Fig. Na, b, c ersichtlich, den Höhepunkt ihrer Entwicklung überschritten zu haben, während sie beim jüngern Embryo wohl noch weiterer Ausbildung entgegensah. Ein Stadium, etwas älter als das Gießener, würde die Anlage wohl in ihrer vollkommensten Entwicklung gezeigt haben. Neben der Ausmündung des STENSON'schen Kanals ist nichts Bemerkenswerthes zu konstatieren. Dagegen finden sich vor dem Milchprämolaren einige Bildungen der Schmelzleiste, die nicht unerwähnt bleiben dürfen. Der Prämolar ist knospenförmig angelegt, sein Vorgänger bereits stark verkalkt. In des letztern Bereich liegen 2 große Epithelkörper dem äußern Schmelzepithel an, wie sie weiter hinten in genau derselben Lage auch bei M_1 zu finden sind. Bei M_1 hat die Ausscheidung von Dentin gerade begonnen. Das labiale äußere Schmelzepithel besitzt einige fingerförmige Ausläufer, die nach der Schmelzleiste hin streben und bei M_2 noch vollkommener entwickelt sind. M_2 steht auf dem glockenförmigen, M_3 auf dem knospenförmigen Stadium. Die beiden vorletzten Backenzähne besitzen gut ausgebildete linguale freie Schmelzleistenenden. Auch dem äußern Schmelzepithel von M_2 liegt ein konzentrischer Epithelkörper an.

Im Unterkiefer ist nichts von Rudimentärzähnen zu finden. In der Lücke fehlt die Schmelzleiste vollständig. Der Nagezahn besitzt in beiden Kiefern am Grunde eine komplizierte Faltenbildung.

Königsberger Stadium II.

In diesem Stadium, das höchstwahrscheinlich kurz vor der Geburt stand, habe ich von rudimentären Anlagen oder sonstigen Gebilden der Schmelzleiste nichts mehr bemerken können. Im Bereich der Backenzähne sind nur noch spärliche Reste der Schmelzleiste vorhanden. — Außerdem habe ich noch den Unterkiefer eines wenige Wochen alten Tieres zum Aufhellen in Cedernöl gelegt, um die Lage des Milchprämolaren zum Ersatzzahn festzustellen. Obwohl die Auf-

hellung gut gelang und der Milchprämolare nebst den ersten beiden Molaren deutlich sichtbar wurde, konnte ich nichts von dem Ersatzzahn entdecken. Zweifellos war die Ausscheidung von Hartschmelze bei diesem Zahn sowohl wie beim letzten Molare noch nicht oder nur in geringem Maße erfolgt, und dann mögen auch die beiden Anlagen noch zu tief im Kiefer gesessen haben.

IV. Allgemeiner Teil.

Das definitive Ergebnis meiner Untersuchungen, gewonnen auf Grund der Befunde am Gießener und am Königsberger Stadium I, ist kurz skizziert folgendes: Der Biber besitzt im Oberkiefer ein nahe der Schnauzenspitze, vor dem großen Nagezahn gelegenes und nur aus einem Dentinscherbchen bestehendes Rudimentärzähnen. Es wird verhältnismäßig früh angelegt und geht wahrscheinlich kurz vor oder nach der Geburt verloren. Der Nagezahn selbst weist lingual ein gut entwickeltes freies Schmelzleistenende auf. Die erste rudimentäre Anlage hinter dem kleinen Zähnen ist die eines I_2 ; sie steht in direkter Verbindung mit der Schmelzleiste des Ersatzzahnes. In der Lücke ist die Schmelzleiste ununterbrochen vorhanden. Die nächste rudimentäre Anlage befindet sich neben der Ausmündung des STENSON'schen Kanals. Ihre Natur als solche ist von vornherein nicht ganz sichergestellt, da im Königsberger Stadium I eine entsprechende Bildung nicht gefunden wurde. Dagegen müssen wir gemäß den bei andern Nagern an dieser Stelle gemachten Befunden auch beim Biber in dieser Anlage Reste eines verloren gegangenen I_3 erblicken. Nur unter Reserve kann ich jedoch die zwischen I_3 und Pd_4 gelegenen Bildungen der Schmelzleiste als Reste von C bzw. P_3 ansprechen. Denn erstens ist ihre Lage als diesen Zähnen entsprechend nicht genügend fixiert, und zweitens decken sich die Befunde der beiden Embryonalstadien nicht genau; wenigstens zeigen die bei dem ältern Embryo vorhandenen Gebilde in ihrer Form keine genügende Übereinstimmung mehr mit denen des Gießener Stadiums; wir werden sie daher am besten als fragliche Rudimentäranlagen für unsere weitere Besprechung in Betracht ziehen. Pd_4 besitzt in der Nähe des Mundhöhlenepithels einen kleinen, intensiver gefärbten labialen Ausläufer, der freilich im Königsberger Stadium I nicht mehr vorhanden ist. Wir können ihn somit ebenfalls nur in dubio als prälacteale Anlage deuten. Die lingualen freien Schmelzleistenenden der Molaren haben im ältern Stadium gegenüber denen im

Gießener keine Weiterentwicklung erfahren. Zum Schlusse sei noch der konzentrischen Epithelkörper Erwähnung getan, die im Bereich der Backenzähne, dem äußern Schmelzepithel anliegend, vorkommen. Sie sind bei M_1 und M_2 des Königsberger Stadiums sogar in doppelter Anzahl vorhanden. Im Bau stimmen sie bei beiden Embryonen ziemlich überein. Bevor ich meine Resultate kritisch verwerte und danach die Stellung des Bibers zu andern Nagern beleuchte, muß ich einige Notizen über die Systematik der Nagetiere unter spezieller Berücksichtigung des Bibers vorausschicken.

Die Familie der Castoridae hat im System der Nagetiere nicht immer die Stellung innegehabt, die ihr heute wohl allgemein zugewiesen wird. Die Schwankungen, denen sie bei ihrer Klassifizierung unterlegen, erscheinen uns verständlich, wenn wir die Einteilung der Rodentia oder Glires, unserer artenreichsten kosmopolitischen Ordnung, in ihren verschiedenen Entwicklungsphasen verfolgen. Nach ALSTON, dem die folgenden Angaben entnommen sind, hat G. R. WATERHOUSE 1839 als der erste eine Reihe von Untersuchungen veröffentlicht, in denen er die Grundlage einer natürlichen Einteilung dieser Ordnung gelegt hat. In einer seiner ersten Schriften teilte er die Nager in 3 Familien mit 12 Unterfamilien ein, in die *Murina*, die *Hystricina* und *Leporida*. 10 Jahre später trennte er die *Sciurida* als eine den andern dreien gleichwertige Gruppe ab und bildete für die *Murida* 7, für die *Hystricida* 6 Unterfamilien. Eine andere Anordnung traf GERVAIS 1848. Er teilte die Nager in 2 Hauptgruppen oder Unterordnungen ein: in rongeurs ordinaires und rongeurs duplicidentés. Zu letztern gehörten die Leporiden, zu erstern alle übrigen Nager, die in 8 Familien geteilt waren. BRANDT hingegen übernimmt im großen ganzen die von WATERHOUSE getroffene Anordnung und bezeichnet sie als: *Sciuro-morphi*, *Myomorphi*, *Hystricomorphi* und *Lagomorphi*. Als selbständige Unterabteilung der *Myomorphi* finden wir hier auch die Familie der *Castoroides* erwähnt. LILLJEBORG stützte sich im wesentlichen ebenfalls auf die Einteilung BRANDT's, fügte ihr jedoch die von GERVAIS aufgestellten beiden Unterordnungen der Simplicidentati und Duplicidentati bei, da er die Wichtigkeit dieser Einteilung wohl zu würdigen wußte. ALSTON selbst lehnt sich hauptsächlich an LILLJEBORG und stellt mit einigen Modifikationen folgendes System auf:

Order Glires

Suborder I. Glires simplicidentati

Section 1. *Sciuromorpha*

- Fam. 1. *Anomaluridae*
- „ 2. *Sciuridae*
- „ 3. *Ischyromyidae*
- „ 4. *Haplodontidae*
- „ 5. *Castoridae*

Section 2. *Myomorpha*

- Fam. 1. *Myoxidae*
- „ 2. *Lophiomyidae*
- „ 3. *Muridae*
- „ 4. *Spalacidae*
- „ 5. *Geomyidae*
- „ 6. *Theriomysidae*
- „ 7. *Dipodidae*

Section 3. *Hystricomorpha*

- Fam. 1. *Octodontidae*
- „ 2. *Hystricidae*
- „ 3. *Chinchillidae*
- „ 4. *Dasyproctidae*
- „ 5. *Dynomyidae*
- „ 6. *Caviidae*

Suborder II. Glires duplicidentati

- Fam. 1. *Logomyidae*
- „ 2. *Leporidae*

Suborder III. Glires hebetidentati

- Fam. 1. *Mesotheriidae*

Die Sciuromorphen und Hystricomorphen werden gegenüber den Myomorphen charakterisiert durch das völlige Getrenntbleiben des untern Teiles von Tibia und Fibula. Bei den Myomorphen findet vollkommene Gelenkverwachsung an der erwähnten Stelle statt. Die Verwachsung der beiden Knochen, die z. B. bei alten Individuen von *Castor* und einigen Hystricomorphen beobachtet wurde, ist durchaus nicht mit einer richtigen Verschmelzung, wie sie alle Myomorphen aufweisen, zu verwechseln. Von den Hystricomorphen werden die Sciuromorphen getrennt durch die Form der Mandibel sowohl wie durch den Typus des Schädelbaues. Die Stellung der Castoriden ist für ALSTON noch eine strittige Frage. Nach BRANDT stimmt die Osteologie von *Castor* mit der der Sciuromorphen in allen wichtigern Punkten überein. Die Ähnlichkeit wird aber wieder durch den äußern Habitus und die Lebensweise sowie durch den

Bau der Zähne, der Füße und des Schwanzes aufgehoben. LILLJEBORG stellt die Castoriden zu den Myomorphen, aber an die Grenze zwischen diese und die Sciuromorphen. Er betont, daß die Fibula kräftig entwickelt ist und lange von der Tibia getrennt bleibt. ALSTON hält diese beiden Knochen für vollständig sciurinen Charakters; denn obgleich sie bei alten Individuen mehr oder weniger fest aneinander geheftet sind, scheinen sie doch immer in ihrer ganzen Länge durchaus getrennt zu bleiben. Nach seiner Meinung wird heutzutage allgemein den äußern Eigenschaften weniger Gewicht beigemessen als zu der Zeit, da BRANDT schrieb, und die lediglich durch Anpassung erworbene Differenzierung der Zähne, der Füße und des Schwanzes können absolut nicht die zahlreichen und wichtigen Charaktere entkräftigen, welche sofort bei einem sorgfältigen Vergleich der Schädel und Skelete eines Bibers und eines Murmeltieres ins Auge fallen. Diese äußern Eigentümlichkeiten im Vereine mit jenen der Verdauungs-, Excretions- und Geschlechtsorgane zeigen sicher, daß die Castoriden eine sehr isoliert dastehende Familie bilden, keineswegs aber, daß sie irgend welche verwandtschaftlichen Beziehungen zu den mäuseartigen Nagern aufweisen. Eine interessante Bestätigung dieser Ansichten in bezug auf die Stellung des Bibers bietet der fossile Nager des amerikanischen Miocäns, dem LEIDY den Namen *Ischyromys* gegeben hat. Bei dieser Species ist die Dentition der typischen Sciuriden mit einer Schädelform vereint, die in hohem Grade der der Castoriden ähnlt, besonders jener der miocänen Art *Stenofiber*. Sie unterscheidet sich jedoch von beiden Gruppen durch den Besitz einer großen Infraorbitalöffnung, sodaß ALSTON die Bildung einer 5. Familie der Sciuromorphen unter dem Namen Ischyromyidae für geeignet hält. Auch COPE stellt die Castoriden zu den Sciuromorphen, ebenso ZITTEL, SCHLOSSER dagegen zu den Hystricomorphen lediglich auf Grund gleicher Merkmale im Bau des Gebisses, während TULLBERG sie dem Subtribus Sciuromorphen einreihlt, die er mit den Myomorphen zusammen zum Tribus Sciurognathi, einer Abteilung der Simplicidentata, vereinigt. Letzterer Forscher, der in seinem klassischen Werk über das System der Nagetiere dem Gebiß absolut nicht den ihm von SCHLOSSER beigemessenen Wert einräumt, berücksichtigt die gesamte Organisation, die Lebensverhältnisse, Diät und Embryologie und baut sein System auf dieser Grundlage auf.

Soweit mir bekannt, werden die Castoriden zurzeit allgemein den Sciuromorphen angegliedert. Es wird daher für uns die Frage von Interesse sein, inwieweit die Entwicklungsgeschichte des Ge-

bisses von *Castor* Belege für diese Auffassung liefern kann. Die Formel des bleibenden Gebisses von *Castor* lautet: $I_{\frac{1}{1}} C_{\frac{0}{0}} P_{\frac{1}{1}} M_{\frac{3}{3}}$.

Die Backenzähne sind nicht, wie WEBER schreibt, alle gleichgroß, sondern sie nehmen mit geringen Ausnahmen von vorn nach hinten an Größe ab, worauf schon GIEBEL in seiner Odontographie aufmerksam gemacht hat. Die weitere Angabe WEBER's, daß die Backenzähne des Bibers wurzellos seien, gibt mir zu der nähern Erklärung Anlaß, daß sie nicht als dauernd wurzellos bezeichnet werden können. Schon bei Tieren mittlern Alters beginnt die Wurzelbildung, die bei alten Individuen ihren Abschluß erreicht. Sie verläuft in folgender Weise: Zuerst schließen sich allmählich die innern Falten des Zahnes an ihrem untern Ende. Da der äußere Mantel noch nachwächst, so erscheint die untere Faltenbegrenzung weiter nach innen gerückt (Taf. 20, Fig. 10a—d). Die untern Ränder des äußern Mantels biegen sich nach und nach einwärts und schließen zuletzt die innern Falten vollständig ein, nur eine ganz kleine Öffnung zum Durchtritt von Nerven und Blutgefäßen übrig lassend (Taf. 20, Fig. 11). Eine Zementschicht umgibt den untern Teil des Zahnes. P_4 ist, seinem Alter entsprechend, in der Wurzelbildung am weitesten zurück (Taf. 20, Fig. 10a). Der Wechsel des Prämolaren findet statt, wenn das Tier halb erwachsen ist. Der nachdrängende Ersatzzahn liegt erheblich vor dem Milchzahn, er reicht nach hinten etwa bis zur Mitte seines Vorgängers (Taf. 20, Fig. 12). Da er im gut ausgewachsenen Zustande den Milchprämolaren mindestens um das Doppelte an Größe übertrifft, so ist seine nach vorn gerückte Lage durch den größern Raumanspruch begründet. Die Sciuriden besitzen im Oberkiefer einen Prämolaren mehr als *Castor*. Nach den verwandtschaftlichen Beziehungen dieser beiden Tiergruppen zu schließen, würde man bei *Castor* in seiner embryologischen Entwicklung Rudimente eines zweiten Prämolaren erwarten. Ein weiteres, nicht minder wichtiges Kriterium wäre das Vorhandensein einer rudimentären Anlage in der Eckzahnregion, also hinter der Ausmündung des STENSON'schen Kanals. ADLOFF hat bei allen von ihm untersuchten Sciuriden an dieser Stelle eine besondere Ausbildung der Schmelzleiste gefunden, die er, wenn auch nicht in jedem Falle mit Sicherheit, als eine rudimentäre Anlage deutet. Bei den übrigen, bisher untersuchten Nagern, sind weder von ihm noch von andern Forschern in der fraglichen Gegend irgendwelche Reste von Zahnanlagen gefunden worden. Ebenso nehmen die Sciuriden eine

Sonderstellung insofern ein, als bei ihnen gemäß den Untersuchungen ADLOFF's rudimentäre Gebilde in besonders reichem Maße gegenüber den andern Nagern vorkommen. Der bessern Übersicht wegen habe ich die bisher bei Nagern entwicklungsgeschichtlich festgestellten Befunde tabellarisch geordnet. Ich schicke zunächst eine Erklärung der Tabelle voraus.

Jede der 12 Horizontalkolonnen, die ebensovielen untersuchten Individuen entsprechen, ist ihrerseits nochmals geteilt; die obere Hälfte ist für die Zähne des Oberkiefers, die untere für die des Unterkiefers reserviert. In die senkrechten Kolonnen sind der Reihe nach die einzelnen Zähne eingetragen, beginnend mit den Schneidezähnen. Die in ihnen enthaltenen 4 Unterkolonnen entsprechen 4 Dentitionen: die erste der prälactealen, die zweite der lactealen, die folgende der permanenten und die letzte der postpermanenten Dentition bzw. den lingualen freien Schmelzleistenenden. Es soll damit keineswegs gesagt sein, daß linguale freie Schmelzleistenenden in jedem Falle die Voraussetzung für eine folgende Dentition gewähren.

Die Zähne des bleibenden und des Milchgebisses sind durch + + bezeichnet; ferner bedeutet:

- rz rudimentäres Zähnchen,
- ra rudimentäre Anlage ohne Dentinabscheidung,
- fsl freies Schmelzleistenende (lingual),
- la. Spr. labialer Epithelsproß,
- li. Zpf. lingualer Epithelzapfen, o Epithelkörper.

Dort, wo es sich um fragliche rudimentäre Gebilde handelt, ist ein Fragezeichen hinzugesetzt.

Soweit die Schmelzleiste in der Lücke des Oberkiefers zwischen den Schneide- und Backenzähnen vorhanden, ist sie durch eine Wellenlinie angedeutet.

Wenn wir mit Hilfe der Tabelle einen Vergleich zwischen *Castor* und den bisher untersuchten Sciuriden einerseits und den übrigen Nagern andererseits anstellen, so ergibt sich folgendes: Das bei *Castor* im Oberkiefer vorgefundene rudimentäre Zähnchen ist für uns ohne größere Bedeutung, da es fast durchweg bei allen Nagern außer *Cavia* vorkommt, bei *Mus* allerdings nur im Unterkiefer. Dagegen müssen wir dem Milchzahn des I₂ besondere Beachtung schenken. Bei *Sciurus* und *Spermophilus* hat ADLOFF im Unterkiefer rudimentäre Zähnchen bzw. Anlagen nachgewiesen. Auch bei *Castor* habe ich — freilich im Oberkiefer — eine gut entwickelte rudimentäre Anlage

Untersuchte Species	I ₁	I ₂	I ₃ Ausmündung des STENSON'schen Kanals	C																														
<i>Sciurus brookei</i> ADLOFF	<table><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr></table>		rz			rz		<table><tr><td></td><td></td><td>+</td><td>fsl</td></tr><tr><td></td><td>rz</td><td>+</td><td>fsl</td></tr></table>			+	fsl		rz	+	fsl	<table><tr><td></td><td>rz</td><td>fsl?</td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>		rz	fsl?				<table><tr><td>ra</td></tr><tr><td>ra?</td></tr></table>	ra	ra?								
	rz																																	
	rz																																	
		+	fsl																															
	rz	+	fsl																															
	rz	fsl?																																
ra																																		
ra?																																		
<i>Sciurus prevosti</i> ADLOFF	<table><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr></table>		rz			rz		<table><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr><tr><td></td><td>ra</td><td>+</td><td>fsl</td></tr></table>			+			ra	+	fsl	<table><tr><td></td><td>ra</td><td>fsl</td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>		ra	fsl				<table><tr><td>ra</td></tr><tr><td></td></tr></table>	ra									
	rz																																	
	rz																																	
		+																																
	ra	+	fsl																															
	ra	fsl																																
ra																																		
<i>Sciurus vulgaris</i> ADLOFF und FREUND	<table><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr></table>		rz			rz		<table><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr></table>			+				+		<table><tr><td>ra</td></tr><tr><td></td></tr></table>	ra		<table><tr><td>ra?</td></tr><tr><td></td></tr></table>	ra?													
	rz																																	
	rz																																	
		+																																
		+																																
ra																																		
ra?																																		
<i>Spermophilus leptodactylus</i> ADLOFF	<table><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr><tr><td></td><td>rz</td><td>ra?</td></tr></table>		rz			rz	ra?	<table><tr><td></td><td>ra</td><td>rz</td><td>+</td><td>fsl</td></tr><tr><td></td><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr></table>		ra	rz	+	fsl				+		<table><tr><td>ra</td></tr><tr><td></td></tr></table>	ra		<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>												
	rz																																	
	rz	ra?																																
	ra	rz	+	fsl																														
			+																															
ra																																		
<i>Spermophilus citillus</i> ADLOFF	<table><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr><tr><td></td><td>rz</td><td>fsl</td></tr></table>		rz			rz	fsl	<table><tr><td></td><td>ra?</td><td>ra?</td><td>+</td><td>fsl</td></tr><tr><td></td><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr></table>		ra?	ra?	+	fsl				+		<table><tr><td>ra</td></tr><tr><td></td></tr></table>	ra		<table><tr><td>ra</td></tr><tr><td></td></tr></table>	ra											
	rz																																	
	rz	fsl																																
	ra?	ra?	+	fsl																														
			+																															
ra																																		
ra																																		
<i>Castor fiber</i> L.	<table><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>		rz					<table><tr><td></td><td>ra</td><td>+</td><td>fsl</td></tr><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr></table>		ra	+	fsl			+		<table><tr><td>ra</td></tr><tr><td></td></tr></table>	ra		<table><tr><td>ra?</td></tr><tr><td></td></tr></table>	ra?													
	rz																																	
	ra	+	fsl																															
		+																																
ra																																		
ra?																																		
<i>Mus musculus</i> WOODWARD	<table><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>		rz					<table><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr></table>			+				+		<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>							<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>										
	rz																																	
		+																																
		+																																
<i>Mus decumanus</i> ADLOFF	<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td>ra</td><td>fsl?</td></tr></table>					ra	fsl?	<table><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr></table>			+				+		<table><tr><td></td><td>ra</td><td>fsl</td></tr><tr><td></td><td>Spuren</td><td></td></tr></table>		ra	fsl		Spuren		<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>										
	ra	fsl?																																
		+																																
		+																																
	ra	fsl																																
	Spuren																																	
<i>Cavia cobaya</i> ADLOFF	<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td>ra</td><td>fsl</td></tr></table>					ra	fsl	<table><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr></table>			+				+		<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>							<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>										
	ra	fsl																																
		+																																
		+																																
<i>Cavia cobaya</i> TIMS	<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>							<table><tr><td></td><td>ra?</td><td>+</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr></table>		ra?	+				+		<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>							<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>										
	ra?	+																																
		+																																
<i>Lepus cuniculus</i> ADLOFF	<table><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr><tr><td></td><td>rz</td><td>fsl</td></tr></table>		rz			rz	fsl	<table><tr><td></td><td></td><td>+</td><td>fsl</td></tr><tr><td></td><td>Reste</td><td>+</td><td>fsl</td></tr><tr><td></td><td>ra?</td><td></td><td></td></tr></table>			+	fsl		Reste	+	fsl		ra?			<table><tr><td>+</td><td>+</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>	+	+					<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>						
	rz																																	
	rz	fsl																																
		+	fsl																															
	Reste	+	fsl																															
	ra?																																	
+	+																																	
<i>Lepus</i> FREUND	<table><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr><tr><td></td><td>rz</td><td></td></tr></table>		rz			rz		<table><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr></table>			+				+		<table><tr><td>+</td><td>+</td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>	+	+					<table><tr><td></td><td></td><td></td></tr><tr><td></td><td></td><td></td></tr></table>										
	rz																																	
	rz																																	
		+																																
		+																																
+	+																																	

P ₂	P ₃	P ₄	M ₁	M ₂	M ₃
	ra + + fsl?	ra + +	+ fsl	+	+
	ra	ra + +	+	+	+
ra??	+ +	+ +	+	+	+
	ra	+ +	+	+	+
	+ +	+ +	+	+	+
	+ +	+ +	+	+	+
ra?	ra + + fsl?	la Spr + +	ra? + fsl	ra? +	+
	ra	la Spr + +	+	+	+
	ra + + fsl?	+ +	+	+	+
		+ +	+	+	+
	ra?	ra? + +	o + o fsl	o + o fsl	+
		+ +	+	+	+
			+	+	+
			+	+	+
			+	+	+
		ra + + fsl	+ fsl	Reste ra + fsl	+
			+	ra + fsl	+
		li n. la Zpf + +	+ o	+ o	+
		+ +	+	+	+
		ling Zpf			
+ +	+ +	+ +	+	+	+
	+ +	+ +	+	+	+
+ +	+ +	+ +	+	+	+
	+ +	+ +	+	+	+

gefunden, die aller Wahrscheinlichkeit nach Reste eines Vorgängers des großen Nagezahns darstellt. Der von ADLOFF bei *Lepus* im Unterkiefer gefundene labiale Sproß von I_1 ist wohl weiter nichts als eine Reduktionserscheinung der Schmelzleiste. Ebenso scheint mir der von TMS im Oberkiefer von *Cavia* festgestellte labiale Zapfen als Vorgänger des I_2 sehr fraglich. Die Abbildung, welche TMS hiervon tab. 26, fig. 5 gibt, ist zu unvollkommen, als daß man daraus die Natur dieses Gebildes erkennen könnte. TMS hätte wenigstens das Mundhöhlenepithel zeichnen müssen, um hierdurch die Lage des labialen Zapfens verständlich zu machen. Verfolgen wir weiterhin die Gegend neben der Ausmündung des STENSON'schen Kanals, so bemerken wir im Oberkiefer bei *Sciurus brookei* ein rudimentäres Zähnchen, bei den andern Sciuriden und *Castor* eine mehr oder minder deutlich entwickelte Anlage als letzte Repräsentantin eines dritten Schneidezahns. Bei *Cavia* ist nichts dergleichen gefunden worden, bei *Mus decumanus* dagegen nur im Unterkiefer eine kleine Anlage mit lingualem freiem Schmelzleistenende. Schwerer zu erklären und in das Zahnsystem einzuordnen sind die Bildungen der Schmelzleiste zwischen I_3 und den Backenzähnen. ADLOFF hat deren eine ganze Reihe bei den Sciuriden gefunden und deutet sie zum Teil als fragliche Reste von Eck- bzw. Backenzähnen. Wie mir Herr Dr. ADLOFF persönlich mitteilte, vertritt er mit Bezug auf seine Arbeit über die Entwicklungsgeschichte des Nagetiergebisses heute noch strenger die Ansicht, daß die betreffenden labialen Ausläufer oder sonstigen Gebilde der Schmelzleiste sehr im Zweifel als rudimentäre Anlagen zu deuten seien. Er neigt heute mehr zu der Auffassung, daß es sich hierbei wohl nur um Reduktionserscheinungen der Schmelzleiste handele. Wie dem auch sei, so viel steht fest, daß auch bei *Castor* solche auffälligen labialen Formen der Schmelzleiste vorkommen, die am ehesten unter die Eck- bzw. Backenzähne zu rubrizieren wären — falls man ihnen überhaupt einen zahn-systematischen Wert beilegen darf —, und daß derartige Bildungen bei den allerdings wenigen bisher untersuchten Vertretern der Myo-, Hystrico- und Lagomorphen fast gänzlich fehlen.

Prälacteale Anlagen im Bereiche funktionierender Zähne, namentlich der Prämolaren, kommen nicht selten vor. In beiden Kiefern von *Spermophilus leptodactylus* und im Unterkiefer von *Sciurus brookei* hat ADLOFF bei Pd_4 sogar Verwachsungen dieser mit den Zähnen der nächstfolgenden Generation beobachtet. Bei *Castor* habe ich im Oberkiefer des Gießener Stadiums in Verbindung mit der

Schmelzleiste von Pd_4 labial einen kleinen, intensiver als die benachbarten Epithelzellen gefärbten Ausläufer gefunden. In Form eines flachen Weinglases saß er mit einem kurzen Stielchen der Schmelzleiste an. Wie schon oben erwähnt, ist die Natur dieses Ausläufers zweifelhaft, da ich ihn nur in diesem einen Stadium beobachten konnte. Bei dem nächst ältern Embryo fand ich hingegen bei M_1 und speziell bei M_2 labiale Ausläufer des äußern Schmelzepithels, die schräg nach der Leiste gerichtet waren. Korrespondierend mit ihnen fanden sich ebensolche, nur etwas kürzer als jene, am untern Ende der Schmelzleiste vor. Ob diese Erscheinung ebenfalls auf Verwachsungsvorgängen labialer Ausläufer mit dem Schmelzorgan eines funktionierenden Zahnes hindeutet, müssen wir unentschieden lassen.

Zum Schlusse will ich noch die lingualen freien Schmelzleistenenden an Zähnen des bleibenden Gebisses erwähnen. Sie kommen nicht nur bei den Nagern vor, sondern sind ziemlich allgemein verbreitet, wie hauptsächlich von LECHÉ, RÖSE, KÜKENTHAL und deren Schülern festgestellt wurde. Ich habe sie bei *Castor* an beiden Embryonen beobachtet und nicht gefunden, daß im ältern Stadium irgend eine Weiterentwicklung oder sonstige Veränderung stattgefunden hat. Sie bilden den am längsten sich gleichbleibenden Bestand der Schmelzleiste und sind oft noch vorhanden, wenn ihre Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel bereits spurlos verschwunden ist. Einige Forscher legen diesen lingualen Enden der Schmelzleiste eine besondere Bedeutung bei insofern, als sie in ihnen die Ankündigung einer folgenden, der sog. postpermanenten Dentition erblicken. Ich kann diese Ansicht ohne weiteres nicht teilen, sondern halte die fraglichen Enden vorläufig für nichts anderes als die natürliche Fortsetzung der Schmelzleiste, ohne damit leugnen zu wollen, daß in ihnen die der Schmelzleiste innewohnende produktive Kraft latent vorhanden sein mag. — Ziehen wir das Fazit aus unsern vergleichenden Betrachtungen, so ergibt sich, daß zahnentwicklungsgeschichtlich nichts im Wege steht, den Biber den Sciuromorphen anzugliedern: er hat mit den Sciuriden rudimentäre Anlagen oder solchen ähnliche Bildungen der Schmelzleiste gemein, wie wir sie in der Zahl bei Vertretern der andern Nagergruppen nicht vorfinden. Die Trennung des Bibers von den Sciuriden muß freilich schon sehr früh erfolgt sein. Dafür spricht erstens die Tatsache, daß ich im Oberkiefer keine sichern Spuren mehr von dem bei den Sciuriden vorhandenen

P_3 gefunden habe, und zweitens das gänzliche Fehlen — soweit man die Unvollständigkeit des Gießener Unterkiefers berücksichtigt — von rudimentären Zähnchen oder Anlagen im Unterkiefer. Es ist dies nur eine Bestätigung einer bereits bekannten Anschauung über die verwandtschaftlichen Beziehungen des Bibers. Wir finden bei WEBER hierzu folgende Notiz: „Die Biber müssen sich früh von den übrigen Sciuroidea abgetrennt haben. Dafür sprechen primitivere Merkmale, wie das Fehlen eines Processus postorbitalis, eine vollständig hohle Bulla ossea, Auftreten eines Pollex (WINGE), auch Besonderheiten im Skelet und anderer Bau von Malleus und Incus.“

Eine noch nicht völlig geklärte Frage ist die nach der Homologie der rudimentären Zähnchen innerhalb der Schneidezahnregion der Nagetiere. Gehören diese Zähnchen zur Milchdentition oder sind sie mit den Zähnen des bleibenden Gebisses identisch, mit andern Worten, handelt es sich bei den Rudimentärzähnen der Schneidezahnregion um Vorgänger des großen Nagezahns oder um Reste eines verloren gegangenen I_1 ? Dort, wo im Unterkiefer die Zähnchen in zwiefacher Zahl vorkommen, wie bei *Sciurus* und *Spermophilus*, sind die hintern, neben dem Nagezahn gelegenen zweifellos Vorgänger von I_2 , wie ADLOFF festgestellt hat. Wir wollen sie daher in unsern fernern Betrachtungen über die Rudimentärgebilde nicht weiter berücksichtigen.

FREUND deutet die bei *Lepus* gefundenen rudimentären Incisivi als Vorgänger der großen Nagezähne. Er stützt sich dabei auf folgende Tatsachen:

- „1. Die Schmelzorgane beider sind verwachsen miteinander.
 2. Beide sind von demselben Zahnsäckchen umgeben (und stecken in einer Alveole).“
- Freilich fühlt sich FREUND nicht sicher genug, um seine Auffassung als unabänderlich aufrecht zu erhalten. WOODWARD kann seine Bedenken durchaus nicht teilen. Er hegt nicht den leisesten Zweifel, daß diese Rudimentärzähnchen wie auch bei *Mus* und *Sciurus* die Milchvorgänger des funktionierenden Nagezahns seien. Das von ihm bei der Maus an einem einzigen Entwicklungsstadium gefundene Zähnchen entbehrt vollkommen des Schmelzorgans; auch eine Bindegewespulpa ist nur schwach angedeutet. Es liegt labial neben der Ausgangsstelle des Schmelzorganhalses von I_2 dicht unter dem Mundhöhlenepithel. WOODWARD ist der Ansicht, daß in diesem Falle die Zahnleiste die Funktion eines Schmelzorgans übernommen habe. Wenn bei den Rudimentärzähnchen, die FREUND bei *Lepus* und *Sciurus* gefunden hat, das zugehörige Schmelzorgan stark

reduziert und mit dem des großen Nagezahns zum Teil verwachsen ist, so würde, meint WOODWARD, eine etwas weitere Reduktion das Bild geben, wie er es bei der Maus gefunden hat. Dem kann ich nicht ganz beipflichten. Zunächst hat das Rudimentärzähnnchen bei *Lepus* mit seinem Schmelzorgan eine sehr hohe Entwicklung erfahren. Es gleicht in seinem Bau durchaus einem funktionierenden einfachen Kegelzahn, wie wir in der FREUND'schen Abbildung tab. 1, fig. 2 sehen; mithin ist von diesem Stadium bis zu WOODWARD's bei der Maus gefundenen Dentinscherbchen ein weiter Weg, der nicht ohne weiteres zur Ableitung der beiden Zähnnchen voneinander berechtigt. Ferner, wenn nach WOODWARD's Annahme bei der Maus eine Verschmelzung auch nur der Schmelzorganhalse stattgefunden hätte, so würde das Zähnnchen unmittelbar neben dem Schmelzorgan des großen Nagezahns liegen und nicht völlig abseits der Zahnleiste, dicht unter dem Mundhöhlenepithel. Ich glaube überdies, daß das Rudimentärzähnnchen der Maus die Höhe seiner Entwicklung bereits überschritten hat und jüngere Embryonen eine besser entwickelte Dentinpulpa und vielleicht sogar ein eignes rudimentäres Schmelzorgan gezeigt hätten. Damit soll gesagt sein, daß man einen Verwachsungsprozeß der betreffenden Anlagen bei der Maus, wie WOODWARD ihn vermutet, absolut nicht anzunehmen braucht und daß WOODWARD's für die Richtigkeit der FREUND'schen Auffassung konstruierte Beweisführung auf schwanken Füßen steht.

Obwohl ADLOFF bereits 1898 darauf hingewiesen hat, daß die Argumente, die FREUND für seine Ansicht vorbringt, zu gegenteiliger Annahme führen, daß also die von FREUND gefundenen Zähnnchen nicht als Milchzähne zu deuten seien, erklärt sich TIMS in seiner später erschienenen Arbeit über das Gebiß der Caviden in völliger Übereinstimmung mit WOODWARD, ohne im geringsten auf ADLOFF Bezug zu nehmen. Er geht sogar einen Schritt weiter als WOODWARD und stellt eine Serie von drei in genetischem Zusammenhang stehenden rudimentären Zahnformen auf. Das jüngste, d. h. das am wenigsten degenerierte Stadium bilden die bei *Lepus* und *Sciurus* gefundenen Zähnnchen, in der Mitte steht das bei der Maus vorkommende und die am stärksten degenerierten Rudimente haben wir nach TIMS in den von ihm bei *Cavia*, *Gymnura* und *Canis* im Bereiche der Backenzähne konstatierten konzentrischen Epithelkörpern — "concentric epithelial bodies", "spherical bodies" — zu erblicken. Der von TIMS den Epithelkörpern zugewiesenen Deutung kann ich nicht beistimmen; vor allem halte ich für verfehlt, sie zu den bei

der Maus gefundenen Rudimentärzähnen in Beziehung zu setzen. Wenn Tims sagt, auf Grund eines Vergleiches beider Gebilde ist es "easy to imagine that a still further stage of degeneration would give the appearance seen in the dog, guinea-pig and *Gymnura*", so stellt er große Anforderungen an die Einbildungskraft seiner Leser. Tims berücksichtigt nicht genügend die Lage der Epithelkörper. Das Zahnchen bei der Maus liegt abseits der Schmelzleiste der Epithelkörper, dagegen "in the line of the connecting neck of dental lamina". Fast immer liegen die konzentrisch geschichteten Epithelkörper im Bereiche der den Zahn bildenden Substanz: entweder innerhalb der Schmelzleiste oder des Verbindungsstranges zwischen Schmelzleiste und Schmelzorgan oder im Schmelzorgan selbst. Letzteres kommt wohl am häufigsten vor. Wie aus Fig. J hervorgeht, liegt der Epithelkörper im Oberkiefer des Bibers labial der innern Wand des äußern Schmelzepithels von Pd_1 , im Unterkiefer dagegen lingual dem innern Schmelzepithel an. Er besteht aus konzentrisch angeordneten Zellschichten, deren innere Partien mehr oder weniger verhornt sind. Die äußern Zellen sind länglich, abgeplattet und haben kleine längliche Kerne; sie umgeben die innern großen Zellen in zwei- bis dreifacher Lage. Wie schon im speziellen Teil meiner Arbeit erwähnt, kommen die Epithelkörper bei den Backenzähnen des jüngern Königsberger Embryos sogar innerhalb eines Zahnes in zweifacher Zahl vor, zu beiden Seiten der Schmelzleiste am Rande des äußern Schmelzepithels liegend. Auf der labialen Seite der Schmelzleiste treten, wenn diese ihren Zweck erfüllt hat und wieder rückgebildet wird, ebenfalls kugelige Epithelgebilde auf, sog. Epithelperlen, die sich von den oben erwähnten Epithelkörpern unterscheiden: 1. durch geringere Größe, 2. es findet keine Verhornung statt, höchstens in den im Bereich des verhornenden Mundepithels liegenden Schichten. 3. es sind nicht mehrere konzentrisch angeordnete Zellschichten vorhanden, sondern meist eine einfache Lage radiär angeordneter Zellen. Ich habe beim Biber sowohl Epithelperlen wie kugelige Epithelkörper gefunden. Daß nun Letztere Reste von rudimentären Zähnen darstellen, wie Tims annimmt, ist ganz ausgeschlossen. Schon ihre Lageverschiedenheit bei Pd_1 im Gießener Stadium (cf. Fig. J) spricht hierzu ein entschiedenes Veto. Als Vertreter einer frühern Dentition müßten beide labial von der Schmelzleiste bzw. dem Schmelzorgan von Pd_1 liegen. Ebenso unerklärlich wäre alsdann ihr Vorkommen in doppelter Zahl innerhalb eines einzigen Zahnes, wie bei den Backenzähnen

des nächstälteren Biberembryos. Selbst wenn Lage und Zahl dieser Gebilde zugunsten der Tims'schen Auffassung reden würden, so entbehrt ihre Ableitung von rudimentären Zähnen dennoch jeglicher Begründung. Weder morphologisch, histologisch noch entwicklungsgeschichtlich bietet sich der geringste Anhalt für eine solche Deutung. Was nun unser beim Biber gefundenes Rudimentärzähnen betrifft, so halte ich es für den Rest eines einst vorhanden gewesenen I_1 , da es ganz isoliert vor der Schmelzleiste von I_2 liegt, dicht unter der Mundhöhlendecke, in eine Epithelmasse eingelagert, die am ehesten als die ihm zugehörige Schmelzleiste anzusprechen ist; irgend ein Zusammenhang mit I_2 ist nicht vorhanden. Ein Milchzahn von I_1 kann es auch nicht sein; denn wo ein Rest eines Zahnes vorhanden ist, wird er eher von der spätern Dentition, also der Ersatzdentition, als von der frühern der Milchdentition übrig bleiben. Das vereinzelte Vorkommen von lingualen freien Schmelzleistenenden an Rudimentärzähnen, wie sie ADLOFF gefunden hat, schließt durchaus nicht die Notwendigkeit in sich ein, die Zähnen zum Milchgeiß zu rechnen. Wir finden ja das Analoge beim großen Nagezahn, der nicht selten, wie auch bei *Castor*, ein sehr gut entwickeltes linguales freies Schmelzleistenende besitzt.

Am Schluß meiner Arbeit sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. BRAUN nicht nur für die Anregung zu dieser Arbeit und die gütige Überlassung des Materials, sondern auch für seine stete Unterstützung mit Rat und Tat meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Daß ich unter erschwerenden Umständen meine Arbeit überhaupt zum Abschluß habe bringen können, verdanke ich ebenfalls in erster Linie der Nachsicht und Geduld meines hochgeschätzten Lehrers. Ebenso fühle ich mich Herrn Privatdozenten Dr. LÜHE und Herrn Zahnarzt Dr. ADLOFF in Königsberg zu besonderem Dank verpflichtet, die mir stets in liebenswürdigster Weise ihre Unterstützung zuteil werden ließen.

Königsberg, 20. Juli 1907.

Literaturverzeichnis.

1. ADLOFF, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Nagetiergebisses, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 32, 1898, p. 347—411.
2. —, Ueber den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis von den Dentitionen, in: Monatsschr. Zahnheilkunde, 1899.
3. —, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems von *Sus scrofa domestica*, in: Anat. Anz., Vol. 19, 1901.
4. —, Zur Kenntnis des Zahnsystems von Hyrax, in: Zeitschr. Morphol. Anthropol., Vol. 5, 1902, p. 181—200.
5. —, Zur Frage nach der Entstehung der heutigen Säugetierzahnformen, *ibid.*, Vol. 5, 1902, p. 357—382.
6. —, Ueber den Zahnwechsel von *Cavia cobaya*, in: Anat. Anz., Vol. 25, 1904, p. 141—147.
7. —, Zur Entwicklung des Säugetiergebisses, *ibid.*, Vol. 26, 1905, p. 333—343.
8. ALSTON, E. R., On the classification of the order Glires, in: Proc. zool. Soc. London, 1876, p. 61—98.
9. BRANDT, J. F., Beiträge zur nähern Kenntnis der Säugethiere Russlands, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (6), Vol. 9, (7), 1855.
10. v. BRUNN, A., Ueber die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 29, 1887, p. 367—383.
11. BURCKHARDT, R., Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle, in: HERTWIG, Handb. Entwicklungslehre Wirbeltiere, Vol. 2, Teil 1.
12. COPE, E., The mechanical causes of the development of the hard parts of Mammalia, in: Journ. Morphol., Vol. 3, 1889.
13. CUVIER, Le Règne animal, Paris.

14. FREUND, P., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Zahnanlagen bei Nagethieren, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 39, 1892.
15. GIEBEL, C. G., Odontographie, Leipzig 1855, p. 525—554.
16. HUXLEY, T. H., On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia, in: Proc. zool. Soc. London 1880, p. 649—662.
17. LECHE, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere. I. Teil. Ontogenie, in: Zoologica, Heft 17, 1895.
18. MAHN, R., Bau und Entwicklung der Molaren bei Mus und Arvicola, in: Morphol. Jahrb., Vol. 16, 1890.
19. POUCHET et CHABRY, Contributions à l'odontologie des Mammifères, in: Journ. Anat. Physiol., 1884, p. 147.
20. ROETTER, F., Ueber Entwicklung und Wachstum der Schneidezähne bei Mus musculus, in: Morphol. Jahrb., Vol. 15, 1889.
21. SACHSE, B., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Schneidezähne bei Mus musculus, Diss. Leipzig 1894.
22. SCHLOSSER, M., Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt, in: Palaeontographica, Vol. 31 (3. Folge Bd. 7), 1885.
23. STACH, JOH., Ueber die Entstehung des Ersatzgebisses und der Backenzähne bei den Säugetieren, in: Bull. Acad. Sc. Cracovie, 1904.
24. TIMS, H. W. MARETT, The evolution of the teeth in the Mammalia, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 37.
25. —, Tooth-genesis in the Caviidae, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 28, 1901.
26. TULLBERG, TYCHO, Ueber das System der Nagetiere, in: Nova Acta Reg. Soc. sc. Upsaliensis (3), Vol. 18, 1899.
27. WEBER, M., Die Säugetiere, Jena 1904.
28. WOODWARD, M. F., On the milk-dentition of Procavia (Hyrax) capensis and of the rabbit (Lepus cuniculus) with remarks on the relation of the milk and permanent dentitions of the Mammalia, in: Proc. zool. Soc. London, 1892, p. 38—49.
29. —, On the milk-dentition of the Rodentia with a description of a vestigial milk incisor in the Mouse (Mus musculus), in: Anat. Anz., Vol. 9, 1894, p. 619—631.
30. ZITTEL, K. A., Handbuch der Paläontologie, Vol. 4: Mammalia, München 1891—1893.

Ausführliche Literaturverzeichnisse über Zahnentwicklung im allgemeinen sind enthalten in 2 (ADLOFF), 11 (BURCKHARDT) und 17 (LECHE) obigen Literaturnachweises; außerdem in:

RÖSE, C., Das Zahnsystem der Wirbeltiere, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 4, 1894.

SCHWALBE, G., Ueber Theorien der Dentition, in: *Verh. anat. Ges.* (Strassburg).

Ausführlichere Literaturangaben über die Nager enthält No. 26 (TULLBERG, *System der Nagetiere*).

Erklärung der Abbildungen.

<i>as</i> äußeres Schmelzepithel	<i>ling</i> lingual
<i>b</i> Bindegewebe	<i>me</i> Mundhöhlenepithel
<i>ek</i> Epithelkörper	<i>sl</i> Schmelzleiste
<i>exa</i> Ersatzzahnanlage	<i>sp</i> Schmelzpulpa
<i>fsl</i> freies Schmelzleistenende	<i>spr</i> Sproß
<i>is</i> inneres Schmelzepithel	<i>stk</i> STENSON'scher Kanal
<i>kn</i> Knochen	<i>ra</i> rudimentäre Anlage
<i>lab</i> labial	

Vergrößerung: Fig. 1—7 und Fig. 9 96:1, Fig. 8 40:1, Fig. 10a—e u. 11 3:1, Fig. 12 2,5:1.

Fig. 1—9. Frontalschnitte durch den rechten Oberkiefer (Fig. 7 Unterk.) des jüngsten Biberembryos; Gießener Stadium. Die linke Seite der Taf. 1 entspricht der labialen, die rechte der lingualen Richtung.

Tafel 19.

Fig. 1. Schmelzleiste des großen Nagezahns mit rudimentärer Anlage Id_2 .

Fig. 2. Rudimentäre Anlage Id_2 einige Schnitte weiter.

Fig. 3. Rudimentäre Anlage Id_2 .

Fig. 4a—d. Rudimentäre Anlage von I_3 neben der Ausmündung des STENSON'schen Kanals; die 4 Schnitte folgen unmittelbar aufeinander.

Fig. 5. Bild der Schmelzleiste 50 Schnitte à 20 μ hinter der Ausmündung des STENSON'schen Ganges.

Fig. 6. Schmelzleiste mit kolbig verdicktem Ende und labialem Sproß unmittelbar vor dem Milchprämolaren.

Fig. 7. Epithelkörper dem innern Schmelzepithel von Pd_4 im Unterkiefer anliegend; vgl. hierzu Textfig. J, Unterkiefer.

Tafel 20.

Fig. 8. Labialer Sproß der Schmelzleiste im Bereich von Pd_4 auf 4 Schnitten sichtbar.

Fig. 9. Bild der Schmelzleiste auf einem Schnitte zwischen Pd_4 und M_1 , einen eigenartig geformten labialen Ausläufer zeigend.

Fig. 10a—d. Die 4 Backenzähne aus dem Unterkiefer von *Castor*, von unten gesehen.

Fig. 11. M_1 aus dem rechten Oberkiefer, von unten gesehen; die Wurzelbildung ist hier abgeschlossen.

Fig. 12. Die vordern Backenzähne im Oberkiefer aus dem Schädel eines halberwachsenen Bibers, schräg von oben und von der Seite gesehen. Unter dem Milchprämolaren ist der Ersatzzahn deutlich sichtbar.

Über das Verhalten der Vasa Malpighii und die excretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von *Heterogenea limacodes* HUFN.

Von

Katharina Samson.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel 21–22 und 2 Abbildungen im Text.

HENNEGUY macht in seinem Lehrbuche „Les Insectes“ darauf aufmerksam, daß die Vasa Malpighii von allen Organsystemen der Insecten am meisten in der Untersuchung vernachlässigt worden seien, daß nur spärliche Angaben über ihr Verhalten während der Metamorphose vorlägen. Ein Durchgehen der Literatur hat mir dies bestätigt.

Bei Dipteren hat VAN REES eine Neubildung durch Zellteilung und Ausstoßung degenerierter Zellen angenommen. VANEY gibt an, daß bei *Chironomus*, *Psychoda* und *Simulia* die Vasa Malpighii unverändert bestehen bleiben. Bei *Eristalis* hat er eine Auflösung derselben beobachtet, nachdem sich die Zellen mit Harnkrystallen beladen haben. Über die Neubildung macht er keine Angaben.

Bei Hymenopteren haben KARAWAIEW (bei *Lasius*), ANGLAS (bei Biene und Wespe), PEREZ (bei *Formica rufa*) und BERLESE (bei *Cynips tozae*) übereinstimmend eine Zerstörung der larvalen Harngefäße beobachtet. Bei *Pheidole pallidula* hat BERLESE nicht entscheiden können, ob die Vasa, die sich zu Beginn der Nymphase zusammengezogen haben, vor dem Ausschlüpfen der Imago zugrunde gehen oder sich Neubilden. Eine Neubildung hat er bei *Cynips tozae* beobachtet, ebenso KARAWAIEW bei *Lasius flavus* von einem Regenerationszentrum aus.

Bei Coleopteren liegen Beobachtungen von KARAWAIEW an *Anobium paniceum* vor. Dieser Forscher gibt an, daß der ausführende Teil der Vasa Malpighii während der Metamorphose unverändert bleibt, während der distale Abschnitt sich erneuert, dadurch daß einzelne Zellen die ihnen benachbarten in sich aufnehmen und verdauen.

Bei Lepidopteren hat CHOLODKOWSKY die Vasa Malpighii von *Tineola basiliella* beschrieben. Hier hat die Raupe 6, die Imago 2 Harnröhren. CHOLODKOWSKY gibt an, daß die 2 imaginalen Gefäße die verlängerten beiden Endstücke der larvalen Vasa seien, während die eigentlichen larvalen Harngefäße sich rückbildeten. Er hat diese Veränderungen makroskopisch an seziierten Tieren verfolgt.

Weitere Beobachtungen liegen meines Wissens nicht vor. Dadurch bin ich veranlaßt worden, das Verhalten der Harngefäße der Lepidopteren während der Metamorphose einer genauen Untersuchung zu unterziehen und zwar an *Heterogenea limacodes*, über deren Biologie ich hier einiges vorausschicken muß.

Heterogenea limacodes lebt auf Eichen und Buchen. Der Schmetterling fliegt Mitte Juni und legt seine Eier in den Baumgipfeln ab. Die Raupen fressen dort den Sommer über und fallen im Oktober mit dem welken Laub zu Boden. Sie sind dann ausgewachsen und spinnen sich zwischen Blättern in einen braunen, tönnchenförmigen Kokon ein, in dem sie überwintern. Die Verpuppung findet erst Anfang Mai statt. Die Puppe hat zuerst ein weißliches Aussehen, färbt sich allmählich gelblich bis zu einem hellen Rotbraun, sodaß sich das Alter der Puppen unschwer bestimmen läßt. Wenn die Tiere vor der Verpuppung aus ihrem Kokon genommen und in verdeckte Glasschälchen gelegt werden, so stört das ihre Entwicklung nicht. Nach einer etwa 35tägigen Puppenruhe erscheint der Schmetterling.

Ich hatte mir im Herbst ungefähr 150 Raupen von *Heterogenea limacodes* beschafft. Sie stammten aus verschiedenen Gegenden, waren aber ohne Ausnahme von einem Microparasiten befallen, der *Nosema bombycis* nahe zu stehen scheint. Die Entwicklung des Parasiten findet in den Epithelzellen der Haut statt. Beim ausgewachsenen Tier wandern die Sporen von dort in das Fettgewebe ein und vergrößern sich dort. Auch die übrigen Organe werden befallen. Eine gewisse Anzahl von Microsporidien scheint dem Tier wenig zu schaden. Es kommen Schmetterlinge aus, die einen ganzen

Ballen davon im Körper haben, der teilweise mit dem gelben Körper abgestoßen wird. Wenn zu viele Parasiten vorhanden sind, so sterben die Tiere während des Winters an Entkräftung oder können die Puppenentwicklung nicht vollenden, da ihnen die Nährstoffe fehlen.

Was die Technik anbetrifft, so ließen sich die Tiere bei sorgfältiger Behandlung trotz ihrer ungemein dicken Chitinhülle ausgezeichnet schneiden. Die Konservierung geschah vor der Verpuppung durch CARNOY'sches Gemisch nach sekundenlanger Einwirkung von Wasser von 80°. Die zarthäutigen Puppen wurden nur in CARNOY'schem Gemisch (17 Min.) konserviert. Um kein Stadium zu verlieren, habe ich die Tiere nach vorsichtigem Anschneiden stets im ganzen konserviert und geschnitten. Die Schnittdicke betrug 5 oder 10 μ . Zur Färbung wurde angewandt Hämatoxylin oder Eisenhämatoxylin für die Kerne, danach ein Pikrinsäure-Säurefuchsingemisch.

Ehe ich über meine Untersuchungen berichte, möchte ich Gelegenheit nehmen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Prof. F. E. SCHULZE meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes und besonders Herrn Privatdozenten Dr. DEGENER für die mannigfache Hilfe und Anregung zu danken, die er mir als erster Assistent und zurzeit als stellvertretender Direktor des Zoologischen Instituts zu Berlin hat zuteil werden lassen.

Morphologie und Histologie.

Über die Morphologie der Vasa Malpighii liegen zwei Arbeiten vor, eine von SCHINDLER, der die Harngefäße vieler Insekten behandelt, und eine von CHOŁODKOWSKY, die nur Lepidopteren berücksichtigt. Die Harngefäße von *Heterogenea limacodes* haben morphologisch völlig das Aussehen, das SCHINDLER und CHOŁODKOWSKY als normalen Typ bezeichnet haben. Um bequemer weitere Erörterungen anzuschließen, habe ich den Verlauf der Vasa in einem Schema dargestellt (s. folgende Seite).

Ich nenne den Gefäßteil zwischen *a* und *b* den aufsteigenden Schenkel. Der erste Abschnitt ist viel enger als die übrigen. Der zweite Abschnitt zwischen *c* und *d* ist durch besonders starke Windungen ausgezeichnet. Im zweiten und dritten Abschnitt (von *d* bis *g*) verlaufen die Gefäße bandartig geschlängelt. Nach der Umbiegestelle hin

wird die Schlängelung allmählich schwächer, um bald darauf (bei *g*) aufzuhören. Der absteigende Schenkel reicht von *b* bis *i*. An diesem sind zu unterscheiden: das Endstück 2. Ordnung (tronc secondaire von CHOLODKOWSKY), e_2 nach Vereinigung der beiden mehr ventral gelegenen Gefäße und das Endstück 1. Ordnung (tronc basilaire von CHOLODKOWSKY), e_1 nach der Vereinigung aller 3 Vasa jederseits. Dieses Endstück mündet in eine Enddarmaussackung (von *i* bis *f*) ein. An ihr ist starke Ring- und Längsmuskulatur entwickelt. Sie zerfällt in zwei Teile, in einen sehr erweiterten, den man als Harnblase (*h*) bezeichnen kann, und in einen Stiel, der die Darmmuskulatur durchsetzt und seitlich ventral jederseits (bei *f*) in den Enddarm übergeht.

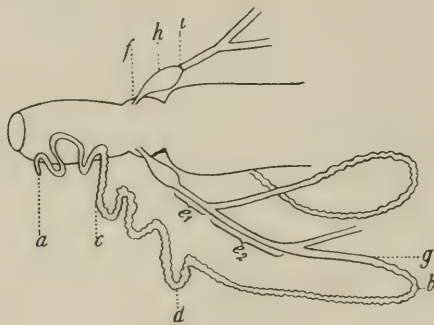


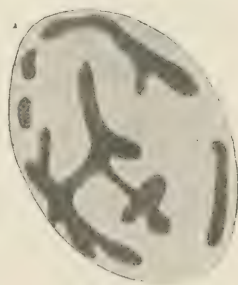
Fig. A.

Schematische Darstellung des Verlaufs der Vasa Malpighii. 10:1.

Die Histologie der Vasa Malpighii ist von ältern Forschern (LEYDIG, SCHINDLER, GRIFFITHS, CHATIN) an frischem Material sehr unvollkommen untersucht worden. Außerdem liegen kurze Angaben vor, die von verschiedenen Forschern im Anschluß an Darmuntersuchungen gemacht worden sind. Nur wenige eingehende Arbeiten sind zu meiner Kenntnis gelangt. LÉGER u. HAGENMÜLLER haben die Harnorgane der Tenebrioniden an *Scaurus* untersucht. Nach ihren Angaben bestehen sie dort aus einem Syncytium. Sie werden nach außen durch eine dünne Basalmembran begrenzt. In das Lumen der Gefäße ragen lange wimperartige Fortsätze vor (prolongements ciliformes), die sich im Wasserstrom bewegten, aber keine Eigenbewegung erkennen ließen. Sie sind am ausführenden Teil der Vasa niedrig, erreichen später eine beträchtliche Länge. Bei

Grillen haben LÉGER u. DUBOSQ einen Muskelbelag an den Harnröhren beschrieben: zwei lange Muskelfibrillen rollen sich um jedes Gefäß spiralig auf. Diese Forscher haben auch an den Vasa von *Hydrophilus* Muskelzellen beobachtet. Durch die eben erwähnten Arbeiten angeregt, hat HENNEGUY die Harngefäße von *Tenebrio*, *Chironomus*, *Attagenes peltio* in physiologischer Kochsalzlösung untersucht und in ihnen lange wimperartige Fortsätze gesehen, die sich nicht bewegten und sich nach einiger Zeit in die Zelle zurückzogen. Nach der Einwirkung von Konservierungsflüssigkeiten hat HENNEGUY Zellgrenzen gesehen. K. C. SCHNEIDER hat die Vasa Malpighii von *Hydrophilus* und besonders von *Periplaneta orientalis* untersucht. Er teilt seine Resultate in seinem Lehrbuch der vergleichenden Histologie mit. Bei beiden Formen hat er einen starken Muskelbelag an den Harnrohren beobachtet, aber keine Grenzlamelle (oder Basalmembran) zwischen Muskeln und Epithel. Bei *Periplaneta* beschreibt er ein niedriges Epithel der Harngefäße. Die Zellen tragen auf der Oberfläche einen Stäbchensaum, der an den Stellen, wo ein körniges Exeret in Excrethügeln abgesondert wird, verschwindet. Zwischen den Zellen sind Schlaubleisten entwickelt. Der Kern enthält ein feinkörniges Nucleom und einen Nucleolus.

Ich gehe nun zu meinen eignen Untersuchungen an *Heterogenea limacodes* über. Die Vasa Malpighii sind hier bei den Raupen durch eine dünne Basalmembran abgegrenzt. Sie ist von heller, durchscheinender Beschaffenheit und färbt sich nach Eisenhämatoxylin-Behandlung bei starker Einwirkung von Säurefuchsin rot. Bei der Kleinheit des Objekts war es nicht möglich, in der Basalmembran funktionierender Gefäße Fibrillen zu unterscheiden. Muskelelemente sind an den Harnröhren nicht entwickelt. Die Kerne sind im ganzen Verlauf der Vasa langgestreckt und lappig verzweigt, was besonders bei Flächenschnitten durch das Gefäßepithel deutlich wird (Textfig. B). Sie besitzen ein zartes Gerüst, das mit feinsten Körnchen belegt erscheint, und zahlreiche runde Chromatinkörner, die in Reihen angeordnet sind. Das Gerüst wird nach Eisenhämatoxylin-Behandlung sichtbar, die Chromatinkörner nehmen Hämatoxylin auf. Einen Nucleolus habe ich an funktionierenden Zellen nicht gesehen, viel-



Textfig. B.

Flächenschnitt durch ein Vas Malpighii mit verästelttem Kerne. 340:1.

leicht wird er vom Chromatin verdeckt. Es finden sich vielfach Einkerbungen des Plasmas auf der Oberfläche der Zellen zwischen dem Bereich zweier Kerne oder Kernlappen. Zellgrenzen habe ich nie beobachten können. Der feinere Bau ist in den einzelnen Abschnitten der Gefäße verschieden. Der erste Abschnitt, der auf dem Schema der Textfigur von a—c reicht, ist durch ein hohes Epithel ausgezeichnet, dessen Plasma sich über den Kernen in das Lumen vorwölbt. Bei starker Vergrößerung zeigt es sich (Fig. 1), daß die Zellen aus 2 Hälften bestehen, aus einer an Hyaloplasma reichen, stark durch Säurefuchsin rot gefärbten proximalen Hälfte und aus einer distalen Hälfte, in der das Hyaloplasma sehr hinter dem Gerüstwerk zurücktritt. In der Mitte der erstern liegt der Kern. Er besitzt regelmäßig angeordnete, runde Chromatinkörner, die das Kerngerüst fast verdecken. Zwei Drittel der untern Zellhälfte zeigen einen wabigen Bau, und zwar sind die Waben an der Basis der Zellen am kleinsten und werden nach dem Lumen zu immer größer. In den kleinwabigen Abschnitt sind ganz große Vacuolen (*v*) unregelmäßig eingelagert. Das obere Drittel der proximalen Zellhälfte wird an seiner Basis durch eine Reihe von Körnern (*gr*) abgegrenzt, die die Größe und Färbbarkeit von Chromatinkörnern besitzen. Dieses Drittel zeigt eine polygonale Felderung, die durch Plasmagerüstfäden hervorgerufen wird. An den Stellen, wo diese sich überkreuzen, liegen matt gefärbte Körner, die wohl eine Verfestigung bewerkstelligen. Eine dichtere Reihe ganz kleiner Körner (*kl*) grenzt die distale von der proximalen Zellhälfte ab. In der distalen Zellhälfte folgt auf die Körnerreihe ein sich intensiv durch Pikrinsäure gelb färbender Abschnitt (*gz*), in dem sich die Zellgerüstfäden in feinste Komponenten aufspalten. Die Fibrillen eines Abschnittes, der zwischen zwei von den erwähnten kleinen Körnern gelegen ist, überkreuzen sich in der Mitte der gelben Zone, sodaß hier ein enges Bündel zustande kommt. Am distalen Rande der gelben Zone liegen die Fibrillen des kleinen Abschnittes wieder auseinander gebreitet, nun aber von links nach rechts in umgekehrter Reihenfolge, als sie zuvor lagen. Der dem Lumen zugekehrte Teil der distalen Zellhälfte färbt sich wieder rötlicher. Er besteht aus lockern Maschen, die aus Gerüstfäden aufgebaut sind, von denen einige, parallel zur Hauptachse der Zelle verlaufende stärker hervortreten. Das Excret dieses Abschnittes besteht aus Krystallnadeln, die auf Phot. 1 (Taf. 21) wiedergegeben sind. Die Nadeln liegen im Gefäßlumen in radiärer Anordnung, können also kein Produkt der Konservierungsflüssigkeiten sein. Sie treten in

der gelben Zone auf und verdecken bei genügender Anhäufung diese und das dem Lumen zugekehrte Maschenwerk völlig.

Ganz unmittelbar, ohne jeden Übergang beginnt ein histologisch völlig verschiedener Abschnitt (bei *c* der Textfig. A). Die Zellen sind hier flach, die Kerne abgeplattet. An der Basis der Zellen finden sich große Vacuolen im Plasma. Die dem Lumen zugekehrte Plasmaschicht ist auch wabig, aber die Vacuolen sind hier viel kleiner und das Plasma ist durch Körnchen dunkel gefärbt. Auf der Grenze beider Schichten liegt der Kern (Fig. 2).

Das Ausscheidungsprodukt dieser Zellen (zweiter Abschnitt) ist auf Phot. 2 dargestellt. Daß die Krystalle auch wieder in radiärer Anordnung liegen, ist oben rechts auf der Photographie zu sehen, freilich nicht so gut wie auf den Präparaten. Die Form der Krystalle ist die von länglichen Oktaedern, doch sind vielfach keine scharfen Kanten ausgebildet, sodaß eine Wetzsteinform herauskommt. Diese Ausbildung der Harngefäße findet sich ungefähr bis zur Höhe des Mitteldarmes (*d* der Textfigur). Von hier an (dritter Abschnitt) werden die Krystalle kürzer und kleiner, ohne daß das Gefäßepithel eine besondere Veränderung zeigte, und wenige Windungen weiter werden nur noch kleine Körnchen ausgeschieden, wie sie Phot. 3 zeigt. Zuerst haben diese noch kantige Gestalt, in der Nähe der Umbiegestelle (*b*) gehen sie in runde Körnchen über. Man erkennt auch auf Phot. 3 etwas von der radiären Anordnung. In der Mitte des Gefäßes liegen auf der Photographie gerade die Krystalle des vorigen Abschnittes, der sie entleert hat.

Nach der Umbiegestelle zu werden die Vacuolen kleiner, und die Kerne wölben sich mehr vor. Im absteigenden Schenkel wird das Epithel wieder flacher (Fig. 3). Das Plasma nimmt mehr Pikrinsäure auf als in den übrigen Abschnitten.

Hier im absteigenden Schenkel habe ich nie ein besonderes Excret gefunden, sondern nur die Produkte der frühern Abschnitte in unregelmäßigen Haufen, die entleert werden sollten, als die Konservierung des betreffenden Tieres vor sich ging. Aber der vacuolenreiche Bau der Zellen läßt darauf schließen, daß auch sie secernierend tätig sind. Vielleicht wird hier eine Flüssigkeit abgeschieden, die das Gleiten der Krystalle erleichtert.

Es bleibt jetzt nur noch die Darmaussackung zu betrachten, in die das Endstück der Vasa Malpighii einmündet. Sie wird von dem gleichen niedrigen Epithel ausgekleidet wie der Darmabschnitt,

dem sie zugehört (Fig. 4). Nur ist hier die Chitincuticula der Zellen sehr viel dünner als im Darm. Außerdem sind die Zellen der Harnblase infolge der Ausweitung, die sie erfahren hat, flacher als die des Stieles und des Darmes. Der Stiel (*St*) bildet die Grenze zwischen 2 Enddarmabschnitten, dem Sphincterteil und dem Duodenalteil. Der Sphincterteil hat sehr starke Ring- und Längsmuskulatur, er ist noch einmal so lang wie der auf Fig. 4 dargestellte Abschnitt (*S*) und geht dann in den Mitteldarm über.

An der Stelle, wo das Endstück der Vasa in die Harnblase einmündet, befindet sich ein schmaler Imaginalring (*J* auf Fig. 4 und *i* in Textfig. A), das heißt eine Zone dichtgedrängter, kleiner Zellen, die in keiner Weise differenziert sind. Ich habe bei meinen erwachsenen Raupen nur einmal eine indirekte Kernteilung in diesem Imaginalring gesehen und nehme deshalb an, daß seine eigentliche Funktion darin besteht, während des Wachstums der Raupe die Harnblase oder die Vasa oder beides zu vergrößern. Für die Umbildungen während der Metamorphose hat er entschieden nur eine ganz geringe Bedeutung.

Funktion.

Es ist bekannt, daß über die Funktion der Vasa Malpighii lange Zeit Streit geherrscht hat, der von SCHINDLER 1878 durch seine eingehenden Untersuchungen dahin entschieden worden ist, daß es sich in den Vasa Malpighii um die Excretionsorgane der Insecten handelt. Die Excrete bestehen nach PLATEAU's Zusammenstellung früherer Arbeiten und nach seinen eignen Untersuchungen aus Natrium-, Calcium-, Ammonium- und Calciumuraten, aus Calciumoxalaten und aus freier Harnsäure. Die excretorische Funktion der Vasa ist durch KOWALEWSKY's und nach ihm durch CUÉNOT's physiologische Untersuchungen dahin eingeschränkt worden, daß sie auf die von ihnen aufgenommenen Stoffe alkalisierend einwirken (im Gegensatz zu den Pericardialzellen). In neuer Zeit hat MÖBUSZ angegeben, daß die Vasa Malpighii von Käfern nebenbei eine absorbierende Funktion besäßen, da sie sich dicht an ein Fenster des Darmblindsackes anlegen. Bei *Heterogenea limacodes* habe ich nichts bemerken können, was irgendwie eine absorbierende Tätigkeit vermuten ließe. Eine chemische Untersuchung über die Natur der abgeschiedenen Krystalle habe ich an dem kleinen Tier wegen der geringen Excretmengen nicht anstellen können. SCHINDLER hat in der

Vasa Malpighii von Lepidopteren im Anfangsteil Nadeln, im übrigen Teil Körnchen, außerdem quadratisch pyramidale Krystalle gefunden. Die Körnchen hat er als harnsaures Natron und harnsaures Ammoniak bestimmt. Von den Nadeln konnte er nicht entscheiden, ob es sich um Harnsäure oder oxalsauren Kalk handele. Von SCHLOSSBERGER sind aus der Eichenspinnerraupe quadratisch oblonge Krystalle, die denen auf Phot. 2 gleichen, beschrieben und als oxalsaurer Kalk bestimmt worden. Alle von *Heterogenea limacodes* ausgeschiedenen Krystalle färbten sich an ihren Außenflächen ein wenig blau mit Hämatoxylin; am stärksten färbten sich die Körnchen des letzten Abschnittes.

Wie die Krystalle in den Enddarm befördert werden, ist auch lange unklar geblieben. GRANDIS (bei *Hydrophilus*) und MARCHAL (bei *Timarcha* und *Locusta*) haben zuerst Eigenbewegungen der Vasa Malpighii beobachtet, ebenso LÉGER u. DUBOSQ später bei Grillen. Die drei letzten Forscher schreiben die Bewegung den Muskelfibrillen zu, die sie an den Harnröhren beobachtet haben. Da ich keine derartigen Fibrillen an den Vasa Malpighii von *Heterogenea* beobachten konnte, so kann ich mir den Vorgang der Entleerung nur so vorstellen, daß die Basalmembran elastisch ist, das heißt, nur bis zu einem gewissen Grade ausgedehnt werden kann, bei noch stärkerer Füllung widersteht, einen Druck ausübt und die Excrete dadurch weiter schiebt. So könnte Verengerung und Erweiterung an dem ganzen Gefäß herunterlaufen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Harnblase mit ihrer starken Muskulatur dabei saugende Bewegungen ausführt.

Metamorphose.

Obwohl die Verpuppung der Raupen von *Heterogenea limacodes* erst im Mai stattfindet, so gehen doch histologische Veränderungen schon im Oktober gleich nach dem Einspinnen vor sich. Noch während des Einspinnens fängt das larvale Mitteldarmepithel an sich abzulösen und wird durch das imaginale ersetzt. Nach kurzer Ruhe degenerieren die Spinndrüsen. Die Brocken werden von Phagocyten aufgenommen. Desgleichen lösen sich im Laufe des Winters Teile der larvalen Muskulatur auf. Der Blinddarm, die Genitalorgane, die Extremitäten werden angelegt.

Was nun die Vasa Malpighii anbetrifft, so werden sie ungefähr 10 Tage nach dem Einspinnen entleert. 5 Tage darauf ist schon

die Rückbildung im Gange, wie sie Fig. 5 zeigt. Das Gefäß hat nur noch $\frac{3}{10}$ des Durchmessers des funktionsfähigen, larvalen Organs. Bei der Zusammenziehung hat sich die Basalmembran verdickt. Das Plasma der Zellen ist gegen das Gefäßlumen vorgequollen und hat an der Basis Hohlräume gebildet. Es hat in allen Abschnitten seine Struktur verloren und ist in gelb sich färbende Kügelchen und Körnchen zerfallen. Auch die Kerne haben sich bereits verändert. Eine Kernmembran ist nicht mehr zu sehen. Die Chromatinkörnchen beginnen, ihre regelmäßige Anordnung aufzugeben und erscheinen als unregelmäßige Brocken im Kern.

10 Tage später, also 4 Wochen nach dem Einspinnen, befinden sich die Raupen im nächsten Stadium der Rückbildung (Fig. 6). Das ganze Gefäß hat sich wieder verkleinert, allerdings nicht ganz so stark, wie man aus dem Vergleich von Fig. 5 u. 6 entnehmen könnte, da die Durchmesser der Vasa während der Rückbildung schwankend sind und in Fig. 6 gerade ein sehr enger Teil zur Darstellung gekommen ist. Die Basalmembran hat sich hier noch stärker verdickt. Das Plasma hat sich noch stärker nach der Mitte des Gefäßes gezogen, sodaß auch um die Kerne herum Hohlräume entstanden sind. Kügelchen sind im Plasma nicht mehr sichtbar. In dem stark verengerten Lumen finden sich auf diesem Stadium häufig Tropfen, die sich mit Hämatoxylin stark blau färben und wohl als Plasmaabscheidungen anzusehen sind. Fig. 6 zeigt außerdem im Plasma nahe dem Lumen einen Krystall. Solche finden sich in allen Stadien ganz vereinzelt als Rückstände von der letzten Entleerung.

In der Folgezeit schreitet die innere Rückbildung stetig fort. Ich will hier gleich das Endstadium beschreiben, da die Übergänge nichts wesentlich Neues zeigen. Das Endstadium ist nach wiederum 4 Wochen erreicht, also 8 Wochen nach dem Einspinnen der Raupe. Die seitlichen Aussackungen, die den aufsteigenden Schenkel bandartig geschlängelt erscheinen ließen, sind gänzlich verschwunden. Das ganze Gefäß hat die Gestalt eines Schlauches. Auf einem Querschnitt, wie ihn Fig. 7 darstellt, zeigt sich infolge der starken Verengerung die Basalmembran in große Falten gelegt, und die Kerne sind so dicht zusammengedrängt, daß sie häufig kreuz und quer übereinander liegen. Ein Gefäßlumen ist nicht mehr vorhanden. Das Plasma der Zellen hat sich in der Mitte angesammelt. Nur noch dünne Plasmafäden ziehen nach der Basalmembran hin. Der

ganze Kern, nicht nur das brockige Chromatin, zeigt eine große Aufnahmefähigkeit für Hämatoxylin.

In diesem Stadium treten Bilder auf, die so sehr an Vorstufen gänzlicher Auflösung erinnern, daß ich im Laufe des Winters von Woche zu Woche erwartete, eine solche Auflösung eintreten zu sehen. Nichts davon geschah. Die Gefäße verharteten in diesem Zustand, und erst Anfang Mai traten Veränderungen ein, die nun aber nicht zu völliger Rückbildung, sondern zu innerer Erneuerung führten.

Alle 3 Gefäßquerschnitte, an denen ich die allmähliche innere Rückbildung zur Darstellung gebracht habe, gehören dem aufsteigenden Schenkel an, in dem sich ja gleich nach den ersten Veränderungen kein Unterschied mehr zwischen den zuvor so differenten Abschnitten entdecken ließ. Der absteigende Schenkel macht ganz dieselben Umbildungen durch wie der aufsteigende, nur mit dem Unterschiede, daß hier keine seitlichen Aussackungen einzuziehen sind und daß dadurch eine so starke Anhäufung von Kernen unterbleibt. Aus demselben Grunde erscheint die Faltung der Basalmembran schwächer und das Plasma spärlicher. In den Endstücken verschwindet das Gefäßlumen nicht völlig.

Während der Puppenhäutung setzt die innere Neubildung der Vasa ein. Zuerst beginnt der ausführende Teil sich zu verändern. So kommt es, daß häufig Anfangsteil und Endteil sich in verschiedenen Stadien befinden. Bei dem weiblichen Tier geht die Neubildung eher vor sich als beim männlichen, sodaß das erstere in der Mitte der Puppenruhe über funktionierende Harngefäße verfügt, das letztere erst kurz vor dem Ausschlüpfen. Auf einem Querschnitt durch den Anfangsteil einer Harnröhre, die einer eben gehäuteten, weiblichen Puppe angehört, umgibt das Plasma wieder die Kerne (Fig. 8). Es zeigt auch wieder eine Struktur, feine Gerüstfäden, die parallel zur Hauptachse der Zelle verlaufen. Das neue Lumen des Gefäßes ist in Bildung begriffen, es ist von einer homogenen Flüssigkeit erfüllt, die sich gelb färbt und sich gegen die Zellen nicht scharf abgrenzt. Die Kerne sind noch immer sehr dunkel gefärbt. Das Chromatin beginnt wieder runde Körnchenform anzunehmen. Die Basalmembran hat ein eigenartig aufgequollenes Aussehen. Das Zellplasma setzt sich deutlich gegen sie ab. Leucocyten und große Phagocyten sammeln sich in der Nähe der Vasa Malpighii.

In derselben Puppe sind die Harnröhren in der Nähe der Um-

biegestelle schon viel weiter entwickelt, ebenso im absteigenden Schenkel. Fig. 9 stellt einen Querschnitt durch einen solchen dar, Fig. 10 einen Querschnitt durch einen aufsteigenden Schenkel im gleichen Entwicklungsstadium. Man sieht, daß die Zellen sich gegen das Lumen des Gefäßes abgegrenzt haben. Dieses ist leer. Die feinen Plasmagerüstfaden sind noch deutlicher sichtbar. Unregelmäßige Vacuolen kommen im distalen Teil der Zellen vor. Die Kerne haben sich wieder auf einer Ringlinie angeordnet und zwar so, daß ihre Äste in der Längsrichtung der Gefäße verlaufen. Der absteigende Schenkel zeichnet sich, wie bereits erwähnt, durch eine kleinere Anzahl von Kernästen und durch helleres Plasma aus. Was die Basalmembran anbetrifft, so zeigen die beiden Figuren, die verschiedenen Tieren angehören, ein verschiedenes Verhalten. In Fig. 9 hat sich die Raupenbasalmembran, die für das imaginale Gefäß gewissermaßen zu weit ist, stellenweise abgehoben, und man erkennt, daß die Gefäßzellen an ihrer Basis eine neue zarte Membran bilden (*nb* auf Fig. 9). An einigen Stellen, wo Phagocyten liegen, ist die alte Membran in Brocken zerfallen. Die Phagocyten haben diese Brocken teilweise in sich aufgenommen. Auf Fig. 10 ist die Auflösung der Basalmembran fast beendet, nur noch ein kleiner Rest (*r* auf Fig. 10) ist übrig geblieben. Ein Teil der Phagocyten liegt, mit rot gefärbten Kugeln angefüllt, noch halbkreisförmig um das Gefäß herum. Die neue Basalmembran ist vollständig ausgebildet.

Auf Grund der Bilder war es mir nicht möglich zu entscheiden, ob die Basalmembran, die auf Fig. 8 schon eigentümlich aufgequollen war und auf diesem Stadium einen chemischen Reiz auf die Phagocyten ausüben muß, da diese sich jetzt mit einem Male in ihrer Nähe ansammeln, ob diese Basalmembran selbständig in Brocken zerfällt oder durch den Einfluß der Phagocyten. Es wäre nämlich möglich, daß von den Gefäßzellen selbst eine zersetzende Flüssigkeit abgeschieden wird, die sich zwischen Zelle und Membran sammelt und diese zerstört. Dann würden die Phagocyten an die Stellen gehen, wo der Brockenzerfall stattfindet. Die andere Möglichkeit ist die, daß die Phagocyten, die sich häufig der Basalmembran dicht anlegen, zersetzend auf diese einwirken, sodaß sie in Brocken zerfällt, die von den Phagocyten aufgenommen werden. Ein eigentliches Anfressen findet jedenfalls nicht statt, da sich ja die Brocken auch außerhalb der Phagocyten vorfinden (*z* auf Fig. 9).

Bei einer 15 Tage alten, weiblichen Puppe treten bereits die

Vasa Malpighii in einer Form auf, die denen des fertigen Schmetterlings sehr nahe stehen, das heißt, sie besitzen wimperartige Fortsätze, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen und mit Pikrinsäure gelb färben. Eine Entstehung dieser Fortsätze habe ich nicht beobachten können, obgleich ich Puppen geschnitten habe, bei denen der absteigende Schenkel schon solche besitzt, während der aufsteigende noch fast ganz das Aussehen trägt, wie es Fig. 10 darstellt. Ich kann nicht darüber entscheiden, ob die hier auftretenden Fortsätze wirklich Wimpern sind, da die Kleinheit des Objekts es mir unmöglich machte, eine Eigenbewegung *intra vitam* zu beobachten (Fig. 11 ist bei 700facher Vergrößerung gezeichnet!). Ich nenne sie deshalb mit LÉGER u. HAGENMÜLLER wimperförmige Fortsätze. Sie enden auf der Zellgrenze mit je einem Basalkorn (*ba* auf Fig. 11), das sich mit Eisenhämatoxylin stellenweise gut zur Darstellung bringen ließ. Die Fortsätze lassen sich eine Strecke weit in die Zellen hinein als feine Fäden verfolgen, zuweilen bis an den Kern heran. Das Kernplasma färbt sich jetzt nicht mehr. Die Chromatinkörnchen haben wieder eine kreisförmige Gestalt angenommen. Außerdem ist im Kern ein feines Gerüst sichtbar, das mit viel kleinern Körnchen belegt erscheint. Die Phagocyten haben sich ganz von den Gefäßen entfernt und liegen zwischen dem Fettkörper.

Von jetzt an treten in den Vasa Malpighii keine großen Veränderungen mehr auf. Nur das Lumen weitet sich noch etwas. In diesem Stadium beginnen die Zellen bereits zu secernieren und zwar ein körniges Excret, das sich mit Hämatoxylin matt blau färbt. Beim ausgeschlüpften Schmetterling haben sich die Zellen noch etwas mehr abgeplattet und die Kerne noch mehr in die Länge gestreckt, sodaß man auf Querschnitten fast nur kreisförmige oder ovale Bilder bekommt. Der aufsteigende Schenkel (Fig. 12a) ist etwas weiter als der absteigende (Fig. 12b). In diesem sind die Kerne spärlicher geblieben, und ihre Chromatinkörner sind feiner als im aufsteigenden Schenkel. In letztem wird reichlich Excret abgesondert, und zwar tritt es zwischen den wimperförmigen Fortsätzen aus und liegt ihnen dann wie ein Saum auf. In der Gefäßmitte findet es sich immer zu Kugeln geballt vor. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß diese Kugeln durch schlagende Bewegungen der Zellfortsätze entstanden sind. Das Plasma erscheint körniger als auf dem noch nicht secernierenden Stadium. Die feinen Plasmagerüstfäden werden durch die Körnchen teilweise verdeckt.

Was die Ausmündung der Vasa Malpighii anbetrifft, so haben sich hier während der Puppenruhe auch weitgehende Veränderungen vollzogen. Zuerst löst sich die Muskulatur der Harnblase und des Stieles ebenso wie die ganze Muskulatur des Sphincterabschnittes des Darmes auf. Darauf bildet sich dieser ganze Darmteil zurück. Der schmale Imaginalring am Ende der Harnblase liefert wenige neue Zellen zur Verlängerung des Gefäßendstückes. Diese neuen Zellen haben im Kern einen deutlichen Nucleolus und fast gar keine Chromatinkörner. Später sind sie nicht mehr von den übrigen Zellen verschieden. Beim fertigen Schmetterling hat sich auch der Gefäßimaginalring rückgebildet, und die Vasa Malpighii münden nun direkt hinter dem Mitteldarme in den Enddarm ein, von erstem nur durch die Reste des Darmimaginalringes (*J* auf Fig. 13) getrennt. Harnblase, Stiel und Darmsphincterabschnitt sind verschwunden.

Nachdem ich die Veränderungen der Vasa Malpighii, wie ich sie beobachten konnte, beschrieben habe, möchte ich noch einmal rückblickend die larvalen und die imaginalen Harngefäße vergleichen. Ihrer Form nach sind die eigentlichen Harngefäße dieselben geblieben. Ihre Funktion und als Ausdruck derselben ihre histologische Beschaffenheit hat sich gänzlich verändert. Das Excret des Schmetterlings ist ein anderes als die Excrete der Raupe, was nicht so wunderbar erscheint, da die Raupe ganz andere Nahrung zu sich nimmt als der Schmetterling, falls bei diesem überhaupt noch eine Nahrungsaufnahme stattfindet. Der Zweck der Veränderungen, der innern Rückbildung und Neubildung der Vasa Malpighii ist also, sie den Anforderungen eines neuen Stoffwechsels und dem kleinern Schmetterlingskörper, in dem aus unbekannten Gründen alle Zellen eine weit geringere Ausdehnung haben als im Larvenkörper, anzupassen.

Die excretorische Funktion des Fettkörpers.

Verschiedene Autoren haben Anhäufungen von Harnkrystallen im Insectenkörper gesehen, so FABRE bei Sphegiden, die als Larven keinen durchgehenden Darm besitzen. Er hat sie als mit weißlichem Pulver gefüllte Säckchen beschrieben, die zwischen dem Fettkörper liegen, und hat sie später bei fast allen Insecten aufgefunden. Er nimmt an, daß diese Krystalle bei der Häutung in den Darm gelangen und ausgestoßen werden. CUÉNOT fand bei mikroskopischer Untersuchung an Orthopteren, daß besondere Zellen des Fettkörpers

Urate abscheiden. Die Zellen vermehren sich mit dem Alter und verdrängen schließlich die Fettzellen fast ganz. Eine Abstoßung bei der Häutung findet nicht statt. Die excretorischen Zellen im Fettkörper nehmen Vesuvium auf. BERLESE, HENNEGUY, PEREZ, ANGLAS haben alle besondere Zellen als Hilfsnieren beschrieben, kleinere Zellen, die zwischen dem Fettkörper liegen und Harnkonkremente in sich aufspeichern. BERLESE hat zuerst beobachtet, daß Harnkrystalle in den Fettzellen selbst liegen können, und zwar in den Puppen von Dipteren, Lepidopteren, Coleopteren und bei einem Ichneumoniden. Bei andern Hymenopteren gibt es besondere Harnzellen, die zuweilen mit Fettzellen verwachsen sind. Bei dem Käfer *Aphodius* kommen noch bei der Imago Harnkörnerchen in den Fettzellen vor. Ein gleiches Verhalten zeigen verschiedene Neuropteren. BERLESE ist der Ansicht, daß bei der Puppenruhe, während die Vasa Malpighii nicht excretionsfähig sind, die Fettzellen, die bei der Umsetzung ihres Fettes entstehenden Harnkonkremente in ihrem eignen Zellkörper aufspeichern. C. K. SCHNEIDER hat Harnkrystalle in den ihres Fettes beraubten Fettkörperzellen von alten Schaben beobachtet.

Bei *Heterogenea limacodes* habe ich die Krystallablagerungen zuerst bei einer 30 Tage alten Puppe, deren Harngefäße schon wieder secernierten, gefunden und zwar in allen Stadien. Zuerst liegen einige Krystalle verstreut in einer Fettzelle (Fig. 14) zugleich mit kleinen körnigen Konkrementen. Sie treten dann in sämtlichen Zellen eines Fettlappens auf, in dem bald keine Fettvacuolen mehr zu erkennen sind. Damit ist aber die Harnanhäufung in diesen Zellen nicht beendet, sondern sie schreitet fort, bis eine fest gepreßte Masse zustande kommt, in der weder Plasma noch Kerne zu sehen sind (Phot. 4). Es legen sich um die Haufen, die die Form des ursprünglichen Fettlappens bewahren, Bindegewebszellen herum, wahrscheinlich um ein Auseinanderfallen zu verhüten. Ich kann nach diesen Beobachtungen BERLESE's Ansicht nicht teilen, daß es sich hier nur um ein Stoffwechselprodukt des Fettes handelt, sondern ich sehe die Fettzellen als selbständige Excretionsorgane an, die einen eigenartigen Funktionswechsel durchmachen und die Aufgabe der larvalen Vasa Malpighii übernehmen, deren quadratisch oblonge Krystalle denen des Fettkörpers völlig gleichen.

Leider war es mir nicht möglich zu beobachten, was aus den Harnsäckchen wird, ob sie bei der Schmetterlingshäutung ausgestoßen werden oder ob sie im Körper der Imago liegen bleiben. Ich hatte

nämlich die Tiere, die sich am spätesten verpuppt hatten, zur Untersuchung der letzten Stadien vor und nach der Schmetterlingshäutung bestimmt, und diese waren sämtlich so stark von dem früher erwähnten Microparasiten befallen, daß die Fettzellen überhaupt keine Excrete absondern konnten. Es muß also einer spätern Untersuchung vorbehalten sein, den Verbleib der in Harnsäckchen umgewandelten Fettlappen im Lepidopterenkörper festzustellen.

Berlin, im Juli 1907.

Literaturverzeichnis.

1898. ANGLAS, Sur l'histolyse et l'histogenèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose, in: CR. Soc. Biol. (Paris). Déc.
- 1899—1901. BERLESE, Osservazioni su fenomeni, che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici, in: Rivista Patol. veget., Vol. 8, 9, 11; Zool. Anz., Vol. 24.
1882. CHATIN, Note sur la structure du noyau dans les cellules marginales des tubes de Malpighi, in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 14.
1887. CHOŁODKOWSKY, Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lépidoptères, in: Arch. Biol., Vol. 6; CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 99.
1896. CUÉNOT, Études physiologiques sur les Orthoptères, in: Arch. Biol., Vol. 14.
1856. FABRE, L'Étude sur l'instinct et les métamorphoses des Sphégiens, in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 6.
1863. —, La sécrétion urinaire chez les Insectes, *ibid.* (4), Vol. 19.
1890. GRANDIS, Sur les modifications des épithéliums glandulaires durant la sécrétion, in: Arch. Ital. Biol., Vol. 14.
1889. GRIFFITHS, On the Malpighian tubules of *Libellula depressa*, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 15.
1904. HENNEGUY, Les Insectes, Paris.
1898. KARAWAIEW, Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 44.
1899. —, Über Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*, in: Biol. Ctrbl., Vol. 9.
- 1889—90. KOWALEVSKY, Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane, *ibid.*, Vol. 9.
1899. LÉGER et DUBOSQ, Sur les tubes de Malpighi des Grillons, in: CR. Soc. Biol. (Paris), (11), Vol. 1.
1899. LÉGER et HAGENMÜLLER, Sur la structure des tubes de Malpighi de quelques Coléoptères ténébrionides, *ibid.* (11), Vol. 1.

1889. MARCHAL, P., L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés, in: Mém. Soc. zool. France, Vol. 3.
1892. —, Sur la motilité des tubes de Malpighi, in: Bull. Soc. entomol. France, Vol. 61.
1897. MÖBUSZ, Über den Darmkanal der Anthrenuslarve, nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration, in: Arch. Naturg., Jg. 1897.
1901. PEREZ, Histolyse des tubes de Malpighi et des glandes séricigènes chez la Fourmi rousse, in: Bull. Soc. entomol. France.
1873. PLATEAU, Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes, in: Mém. Acad. Belg. (2), Vol. 41.
1888. VAN REES, Beiträge zur Kenntnis der innern Metamorphose von Musca vomitoria, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat.
1857. SCHLOSSBERGER, Untersuchungen über das chemische Verhalten der Krystalle in den Malpighi'schen Gefäßen der Raupen, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1857.
1878. SCHINDLER, Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30.
1902. SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena.
1902. VANEY, Contribution à l'étude des larves et des metamorphoses des Diptères, in: Ann. Univ. Lyon (Nouv. sér.), Vol. 1.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 21.

Phot. 1. Querschnitt durch den Anfangsteil eines Vas M. einer erwachsenen Raupe. 340 : 1.

Phot. 2. Querschnitt durch den 2. Abschnitt eines V. M. einer erwachsenen Raupe. 340 : 1.

Phot. 3. Querschnitt durch den 3. Abschnitt eines V. M. einer erwachsenen Raupe. 340 : 1.

Phot. 4. Schnitt durch einen zum Harnsäckchen umgewandelten Fettlappen. Rechts normaler Fettkörper, unten 2 Bindegewebszellen. 340 : 1.

Tafel 22.

Es bedeutet durchweg

k Kern, *b* Basalmembran.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes durch den Anfangsteil eines V. M. einer erwachsenen Raupe. 1000 : 1.

v große Vacuolen, *gr* große Körner, die sich wie Chromatin färben, *kl* kleine Körner, *g. z* gelbe Zone.

Fig. 2. Teil eines Querschnitts durch den 2. Abschnitt eines V. M. einer erwachsenen Raupe. 680 : 1.

v Vacuolen.

Fig. 3. Querschnitt durch den absteigenden Schenkel eines V. M. einer erwachsenen Raupe. 680 : 1.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Einmündungsstelle des V. M. in den Enddarm. Da Harnblase und Stiel nicht in einer Ebene verlaufen, sind sie nur teilweise getroffen. 125 : 1.

S Sphincterabschnitt (Muskulatur nicht gezeichnet), *D* Duodenalabschnitt, *Ch* Chitintunicula, *St* Stiel der Harnblase, *H* Harnblase mit Muskulatur, *J* Imaginalring, *V* Endstück der V. M.

Fig. 5. Querschnitt durch ein V. M. (aufsteigender Schenkel) 15 Tage nach dem Einspinnen der Raupe. 680 : 1.

g sich gelb färbende Plasmakügelchen.

Fig. 6. Querschnitt durch ein V. M. (aufsteigender Schenkel) 4 Wochen nach dem Einspinnen der Raupe. 680 : 1.

bl sich blau färbende Tröpfchen im Lumen, *kr* zurückgebliebener Krystall.

Fig. 7. Querschnitt durch ein V. M. (aufsteigender Schenkel) 8 Wochen nach dem Einspinnen der Raupe. 680 : 1.

p Plasma.

Fig. 8. Querschnitt durch ein V. M. (aufsteigender Schenkel) einer weiblichen Puppe am Tage der Häutung. 680 : 1.

l sich anlegendes Lumen, *P* Phagocyten.

Fig. 9. Querschnitt durch ein V. M. (absteigender Schenkel) einer 15 Tage alten männlichen Puppe. Kombinierte Figur. 680 : 1.

P Phagocyten, *nb* neue Basalmembran, *z* Zerfallsprodukte.

Fig. 10. Querschnitt durch ein V. M. (aufsteigender Schenkel) einer 20 Tage alten männlichen Puppe. Kombinierte Figur. 680 : 1.

r Reste der alten Basalmembran.

Fig. 11. Querschnitt durch ein V. M. (aufsteigender Schenkel) einer 15 Tage alten weiblichen Puppe. 680 : 1.

ba Basalkörner, *w* wimperförmige Fortsätze.

Fig. 12. Querschnitt durch ein V. M. eines Schmetterlings. 680 : 1.

Fig. 12a aufsteigender Schenkel. *e* Excrete.

Fig. 12b absteigender Schenkel.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Einmündungsstelle der V. M. in den Enddarm beim Schmetterling. 125 : 1.

M Mitteldarm, *E* Enddarm, *J* Reste des Darmimagerinalringes, *V* Endstück der Vasa M.

Fig. 14. Querschnitt durch einen Fettkörperlappen einer 30 Tage alten Puppe. 680 : 1.

Kr Krystalle, *Ko* körnige Konkreme, *v* Fettvacuolen.

Zu den Photographien wurden benutzt Obj. E u. Ok. 2 von ZEISS, zu den Zeichnungen Obj. C und Ölimm. $\frac{1}{12}$, Ok. 2 und Komp.-Ok. 8 von ZEISS.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Beiträge
zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden.
Integument, Drüsen der Mundhöhle, Augen und Skeletsystem.

Von
Ludwig Baumeister aus Basel.

Mit Tafel 23–26.

Inhaltsübersicht.

- I. Einleitung.
- II. Material und Methode.
- III. Integument und Integumentalorgane von *Rhinophis*.
 - 1. Kopfschuppen.
 - 2. Körperschuppen.
 - 3. Schwanzschild.
 - 4. Zusammenfassung.
- IV. Die Mundhöhlendrüsen von *Rhinophis*.
 - 1. Glandula supramaxillaris.
 - 2. Glandula inframaxillaris.
 - 3. Äußere oder laterale Nasendrüse.
 - 4. Mediale Nasendrüse.
 - 5. HARDER'sche Drüse.
 - 6. Glandula lingualis anterior.
 - 7. Glandula lingualis posterior.
 - 8. Zusammenfassung und Vergleichung mit den Mundhöhlendrüsen von *Tropidonotus natrix*.
- V. Die Augen von *Rhinophis*.
 - 1. Jüngeres Stadium von 4 cm Länge.
 - 2. Älteres Stadium von 7,5 cm Länge.
 - 3. Erwachsenes Stadium von 25 cm Länge.
- VI. Der Schädel von *Rhinophis*.
 - 1. Occipitalregion.
 - 2. Otische Region.

3. Orbitalregion.
4. Ethmoidalregion.
5. Visceralskelet.
6. Die Deckknochen des Schädels.
7. Das Chondrocranium.
8. Das Gebiß von *Rhinophis*.
9. Zusammenfassung der Merkmale des normalen Schlangenschädels und des Rhinophidenschädels und Vergleichung.
10. Der Bau des Rhinophidenschädels in Beziehung zu seiner Funktion.

VII. Die Wirbelsäule von *Rhinophis*.

1. Allgemeine Gestalt.
2. Beschreibung der einzelnen Wirbel.
3. Beziehungen zwischen der Wirbelsäule von *Rhinophis planiceps* und *Typhlops mülleri*.
4. Beziehung der Wirbelsäule der grabenden Schlangen zu der der übrigen Schlangen und ihre funktionelle Bedeutung.

I. Einleitung.

Aus dem Ceylon-Material der Herren P. u. F. SARASIN erhielt ich durch Herrn Prof. RUDOLF BURCKHARDT die Rhinophiden zur Bearbeitung. Es kam dabei vor allem darauf an, die Anatomie dieser Gruppe mit allen Hilfsmitteln moderner Technik zu bearbeiten, da seit 1861 (PETERS, De serpentum familia Uropeltaceorum) keine weiteren anatomischen Untersuchungen vorlagen. Meine Absicht war in erster Linie, die Veränderungen, die der Organismus der Schlangen bei der Anpassung an die grabende Lebensweise erfährt, genauer festzustellen und mit denjenigen Modifikationen zu vergleichen, die aus derselben Lebensweise bei andern grabenden Reptilien, besonders bei den besser bekannten Amphisbänen und Gymnophionen, resultieren.

Die Stellung der Rhinophiden im System der Schlangen war lange Zeit unsicher. Sie wurden im Jahre 1801 zum ersten Male von SCHNEIDER (Historia amphibiorum, Vol. 2) beschrieben und zu den *Typhlops* gezählt, weil sie den *Typhlops* ähnlich sehen. Im Jahre 1820 machte HEMPRICH (Grundriß der Naturgeschichte) aus ihnen die Gattung *Rhinophis*; ihm folgten FITZINGER (Neue Klassifikation der Reptilien) 1826 und WAGLER (Natürliches System der Amphibien) 1830. Im Jahre 1832 wies J. MÜLLER (in: Zeitschr. Physiol., Vol. 4) nach, daß die Gattung *Rhinophis* schon äußerlich durch die spitze Schnauze und das Hornschild, besonders aber im Bau des Schädels wesentlich von den *Typhlops* abweiche, dagegen mit den *Uropeltis*

übereinstimme. Er vereinigte daher *Rhinophis* und *Uropeltis* wegen der eigentümlichen schildförmigen Bekleidung des Schwanzes zur Familie der Uropeltana. H. SCHLEGEL (Abbildungen neuer oder unvollständig bekannter Amphibien, 1838) verband sie wieder mit den *Typhlops*. DUMÉRIL u. BIBRON (Catalogue méthodique de la collection des Reptiles, 1851) anerkannten wiederum die von MÜLLER bestimmte Form und vermehrten sie durch *Plectrurus* und *Coluburus*, nannten aber die Familie Hyperolissa. GRAY (Catalogue of the species of Lizards in the British Museum), 1845 nennt diese Reptilien Uropeltiden, zählt sie aber wieder zu den Eidechsen wie FITZINGER und SCHLEGEL. Endlich sucht W. PETERS (De serpentum familia Uropeltaceorum), 1861 die Stellung der Rhinophiden resp. der Uropeltiden im System der Schlangen zu festigen, indem er zu beweisen versucht, daß auch die anguiostomen Rhinophiden den für die normalen Schlangen typischen beweglichen Kiefer-Gaumenapparat besäßen. A. GÜNTHER (Reptils of British India) und BOULENGER (Catalogue of Snakes) 1863 rubrizierten diese Familie unter dem Namen Uropeltidae im Katalog des Britischen Museums.

Als grundlegende Arbeit ist J. MÜLLER's Aufsatz: Ueber die Schlangen mit einem Hornschild an ihrem Körperende, vom Jahre 1832 zu betrachten. Er unterzieht hauptsächlich den Schädel von *Rhinophis* und *Typhlops* einer eingehenden Vergleichung, wobei er besonders die unterscheidenden Merkmale beider Schädelformen herausarbeitet. Meisterhaft hat er die Eigenart des kleinen *Rhinophis*-Schädels erfaßt und betont, daß bei *Rhinophis* alle Knochen lang und schmal, fest miteinander verbunden und das Cranium von allen Seiten vollständig geschlossen sei.

Im Jahre 1861 unterzog W. PETERS in seiner oben erwähnten Abhandlung die Uropeltaceen einer Neubearbeitung. Seine Arbeit gliedert sich in 3 Teile: 1. in eine historische Einleitung, welcher die obenstehenden geschichtlichen Notizen entnommen sind, 2. in einen anatomischen Teil und 3. in einen systematischen Teil. Letzterer bleibt für unsere Zwecke außer Betracht. Im anatomischen Teil wird der Organismus der Rhinophiden nach folgenden Gesichtspunkten behandelt: 1. Äußere Teile, 2. Skelet, 3. Verdauungssystem, 4. Respirationsorgane, 5. Circulationsorgane, 6. Secretionsorgane und 7. Geschlechtsorgane. Als Typus der Familie dient ihm *Rhinophis oxyrhynchus*. Auch er geht ausführlich auf den Bau des Schädels ein, während die übrigen Organe sehr kurz abgetan werden. Im Gegensatz zu J. MÜLLER richtet er aber sein Hauptaugenmerk darauf,

die Analogien des Rhinophidenschädels mit dem normalen Schlangenschädel festzustellen. So unterzieht er besonders die Gesichtsknochen einer speziellen Betrachtung und behauptet, daß die Knochen der Vomer-, Palatin- und der Maxillarreihe locker unter sich verbunden seien und daß somit der Kieferapparat der Rhinophiden ebenso beweglich sei wie derjenige der übrigen Schlangen. Die übrigen Schädelknochen werden nur erwähnt. Einen nennenswerten Fortschritt in der Erkenntnis der morphologischen Gestaltung und der physiologischen Bedeutung des Schädels dieser Wülschlangen bringt die Arbeit von W. PETERS nicht.

Von den systematischen Bearbeitern dieser Schlangengruppe mögen außer PETERS besonders DUMÉRIL u. BIBRON und A. GÜNTHER hervorgehoben werden. Diesen verdanken wir eine genaue Kenntnis der Körperform und der Eigentümlichkeiten des Schuppenkleides.

Aus diesen wenigen Andeutungen geht zur Genüge hervor, daß unsere Kenntnis der Anatomie der Rhinophiden noch sehr lückenhaft ist und sich — wie zur Zeit J. MÜLLER's — kaum über eine dürftige Kenntnis des Skeletsystems erhebt. Greifen doch HOFFMANN (1888) und K. PETER (1898) auf J. MÜLLER zurück. Es schien daher geboten, außer einer ausführlichen Beschreibung des Skelets, auch eine eingehendere Darstellung der übrigen Organsysteme zu geben. Von der Behandlung sämtlicher Organe mußte aber wegen Mangels an Zeit abgesehen werden, und so beschränkte ich mich auf die Untersuchung derjenigen Körperteile, an welchen der Einfluß der grabenden Lebensweise besonders augenfällig zutage tritt. Es sind dies: das Integument, das Skelet, das Sehorgan und die Drüsen der Mundschleimhaut.

Vorliegende Arbeit entstand im Zoologischen Institut der Universität Basel. Es sei mir noch gestattet, meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. R. BURCKHARDT sowie dem Vorsteher des Instituts, Herrn Prof. F. ZSCHOKKE, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die vielen Beweise des Wohlwollens, die sie mir je und je zeigten.

II. Material und Methode.

Mein Material bestand in einer größern Zahl junger Exemplare von *Rhinophis planiceps* von 4—7 cm Länge. Ich teilte dieselben nach ihrer Länge in 3 verschiedene Stadien.

1. Stadium, 4 cm Länge: Kopf deutlich vom Rumpf abgesetzt. Sein Höhendurchmesser übertrifft denjenigen des Rumpfes, Schnauze

kurz, unter dem Vorderhirn gelegen; Gehirnbeuge also noch nicht überwunden. Augen relativ sehr groß. Kiefernblätter leicht aufgewulstet. Kopfschuppen noch nicht deutlich differenziert. Kiemenpalpen geschlossen. Körperschuppen deutlich ausgebildet. Rumpf spiralig eingerollt, hinten zugespitzt. Schwanzschild nicht deutlich. Penis doppelt so lang wie das Schwanzende. Knorpelcranium noch vorhanden. Gesichtsknochen aber schon verknöchert.

2. Stadium, 5—6 cm Länge: Kopf gestreckt, Vorderhirn jedoch noch schwach aufgewölbt; Kopf- und Körperschuppen wohlentwickelt; ebenso das Schwanzschild. Die Schuppen mit braunem Fleck. Cranium leicht, aber allseitig verknöchert.

3. Stadium, 7 cm Länge: Wie voriges, Gehirn aber nicht mehr vorgewölbt, Körper gleichmäßig dick. Schwanzschild rau. Schädel verknöchert. Chondromaterial verschwunden. Der Schädel hat seine definitive Größe erreicht. Wirbelsäule verknöchert.

Außerdem erhielt ich durch Herrn Dr. Roux, Konservator am Baseler Museum, 2 erwachsene Exemplare von *Rhin. planiceps* und *Rhin. trevelyanus*, wofür ich ihm zu großem Danke verpflichtet bin.

Das in Chromsäure fixierte Material wurde in aufsteigendem Alkohol nachbehandelt und in Paraffin eingebettet. Die Schnitte wurden auf dem Objektträger mit Hämalaun gefärbt. Zur Kontrolle der mikroskopischen Präparate wurde ein Skelet in toto präpariert.

Die makroskopische Präparation des Schädels ergab von vornherein, daß mit der Lupe nicht mehr zu erreichen war, als die älteren Bearbeiter der Rhinophiden, J. MÜLLER und W. PETERS, gefunden hatten. Die mikroskopische Untersuchung war daher nicht zu umgehen. Nun gestatten die Schnittserien allerdings ein genaues Studium der Details, haben aber den großen Nachteil, das Objekt nur schwer in seiner Gesamtform erkennen zu lassen. So entschloß ich mich zur plastischen Darstellung und stellte die linke Schädelhälfte einer 7 cm langen *Rhinophis planiceps* bei 120facher Vergrößerung nach der BORX'schen Plattenmodelliermethode her. Als Richtebene diente die Medianebene des Schädels. Bei der Rekonstruktion ergibt sich bekanntlich eine ganze Anzahl von Fehlerquellen. Jedoch eliminieren sich schon durch die starke Vergrößerung Fehler, die beim Zeichnen der Schnitte, beim Schneiden und Zusammensetzen der Platten entstehen; andere können durch sorgfältiges Vergleichen mit Längs-, Quer- und Horizontalschnitten ausgemerzt werden. Unerläßlich ist jedoch eine stetige Nachprüfung am Objekt selbst. Durch die Kombination dieser Methoden —

makroskopische Betrachtung, Schnittmethode und Rekonstruktionsmethode — läßt sich ein Grad der Genauigkeit erzielen, der, wenn er auch nicht mathematisch genannt werden kann, doch weitgehenden Ansprüchen genügt.

Zum Vergleichen stand mir zur Verfügung:

Tropidonotus natrix
Coronella laevis
Python reticulatus
Typhlops mülleri
Ichthyophis glutinosus.

III. Integument und Integumentalorgane von *Rhinophis*.

Über die äußere Form des Schuppenkleides liegen, soweit sie für den Systematiker von Belang sind, eingehende Untersuchungen von DUMÉRIL u. BIBRON (10) und von A. GÜNTHER (28) vor. Ich trete daher auf ein ausführliches Aufzählen und Beschreiben der einzelnen Schuppen nach Größe und Gestalt nicht näher ein, sondern führe hier nur soviel an, wie zum Verständnis der mikroskopischen Anatomie der Schuppen nötig ist.

Ganz allgemein läßt sich das Schuppenkleid der Rhinophiden gliedern in Kopfschuppen, Körperschuppen und in die für diese Schlangengattung so charakteristische, eigentümlich modifizierte Schwanzschuppe.

Die Kopfschuppen sind breite, schilderartige Platten. Sie lagern sich nicht dachziegelartig übereinander, sondern berühren sich nur mit ihren Rändern. Ihre Oberfläche ist glatt und glänzend und zeigt makroskopisch keinerlei Oberflächenskulptur. Auch mit der Lupe konnten auf ihr keine Erhabenheiten gefunden werden; ebensowenig Stellen, die auf das Vorhandensein von Tastflecken schließen ließen.

Die Körperschuppen sind rhombisch gestaltet. Die vordere und die hintere Ecke ist etwas abgerundet; der Hinterrand der Schuppen jedoch stärker konvex als der Vorderrand. Die seitlichen Ecken bilden dagegen ziemlich spitze Winkel. Die Oberfläche der Schuppen erscheint glatt und poliert und selbst bei Lupenvergrößerung skulpturlos. Unter dem Mikroskop jedoch erblickt man eine äußerst feine Längsstreifung, welche von konzentrisch angeordneten Querstreifen durchsetzt wird (Fig. 1). So entsteht ein zartes Gitterwerk, welches einigermaßen an die Schuppenskulptur von *Coluber flavescens* (44) erinnert. Deutlich ist jedoch diese Gitterstruktur nur in der hintern, sehr dünnen Randzone der Schuppen zu erkennen. Tastflecken sind

mit bloßem Auge nicht wahrzunehmen. Mit Hilfe des Mikroskops läßt sich jedoch in der Mitte des hintern freien Randes jeder Schuppe ein solcher nachweisen, wie weiter unten ausgeführt werden soll. An den Schuppen der Schwanzgegend (Subcaudalia), besonders aber an den beiden präanal gelegenen Schuppen zeigen sich 3—5 kleine Erhabenheiten, die ebenfalls als Tastflecken zu deuten sind. Für die Systematik ist hier hervorzuheben, daß die Schuppen caudalwärts an Größe kaum zunehmen. Außer den 7 oder 8 dicht vor dem Schwanzschilde gelegenen Schuppen der Dorsalreihe, welche etwa doppelt so groß werden wie die übrigen, zeigen alle Schuppen die gleiche Größe, und so starke Unterschiede, wie sie bei unsern einheimischen Schlangen (z. B. *Coronella laevis*) vorkommen, lassen sich nicht finden. Auch die Schuppen der Ventralreihe zeichnen sich nicht vor den übrigen durch besondere Größe und Gestalt aus. Schienen oder Bauchschilder fehlen gänzlich. Nur die beiden Präanalschuppen erfahren dadurch eine Vergrößerung, daß die einzelne Schuppe selbst eine dreiseitige Gestalt annimmt, indem die vordere Ecke schwindet. Dies bewirkt wiederum eine Verbreiterung der Schuppenbasis und verleiht den beiden genannten Schuppen ein schilderartiges Aussehen.

Das Auffallendste am ganzen Schuppenkleide des Tieres ist jedoch das Caudalschild. Stark konvex umgreift es das Schwanzende, dorsal weiter ansteigend als ventral. Es bildet ein sehr hartes Hornschild. Seine Oberfläche ist mit unzähligen kleinen Wärzchen bedeckt und fühlt sich rauh an. (Nach dieser Eigenschaft wurde diese Schlangenfamilie von den Engländern die „Rauhschwänzigen“ genannt.) Bei alten Tieren wird die Härte des Schwanzschildes bedeutend durch das Anhaften von kleinen Bodenteilchen erhöht, die in fester Kruste die Oberfläche der Schuppen bedecken.

Über die Bedeutung des Schwanzschildes hat sich, wenn auch nur in ganz allgemeiner Weise, A. GÜNTHER ausgesprochen. Er schreibt über die Uropeltaceen (28): „Ihr conischer Kopf, auf welchen gewöhnlich ein starker Hals folgt, ihr starrer Körper und vor allem ihr kurzer, hinten beschilter Schwanz sind bewundernswert zum Graben eingerichtet.“ Die übrigen Autoren, wie J. MÜLLER, DUMÉRIL u. BIBRON und W. PETERS begnügen sich mit einer mehr oder weniger ausführlichen Beschreibung der äußern Form dieser Schuppe.

Bevor ich auf die histologische Beschaffenheit der Haut eintrete, möchte ich hervorheben, daß es hier nicht möglich sein wird, eine in das kleinste Detail gehende Schilderung der Haut zu geben. Zur

Gewinnung einwandfreier Resultate ist frisches Material und die Anwendung spezieller Färbemethoden unumgänglich nötig. Da der Konservierungszustand des mir zu Gebote stehenden Materials eine besondere Behandlungsweise nicht erlaubte, so muß ich mich mit der Beschreibung der gröbern Strukturverhältnisse begnügen und nachstehende Befunde als „Beitrag“ zur Kenntnis des Integuments der Rhinophiden bekannt geben.

1. Kopfschuppen.

Betrachten wir den Querschnitt durch eine Kopfschuppe einer ca. 7 cm langen *Rhinophis planiceps*, so finden wir ähnliche Verhältnisse, wie sie MAURER (49, tab. 25, fig. 17) für die Schuppen von *Anguis fragilis* und *Coronella laevis* schildert. Die Dicke der Schuppe beträgt durchschnittlich 0,10 mm. Hiervon fallen 0,04 mm auf die Cutis, während die Epidermis 0,05–0,06 mm mißt. Auch hier tritt der ventrale Epidermisbelag der Schuppe hinter demjenigen der Dorsalseite weit zurück. Dorsal grenzt an die Cutis eine Schicht hoher Cylinderzellen, das Stratum Malpighii (0,023 mm), mit großen ovalen oder rundlichen Kernen. An diese innere Grenzschicht der Epidermis schließt sich ein aus einer sechsfachen Zellenreihe gebildetes Stratum intermedium (0,021 mm), dessen kubische Zellen sich nach außen abflachen. Die Kerne der äußern Reihe sind klein und im Zerfall begriffen. Die äußere Epidermiszone wird gebildet durch das Stratum corneum. Es besteht aus vollständig verhornten, kernlosen und lamellenartig übereinander geschichteten Fasern und mißt 0,008 mm. Auf der Unterseite der Schuppe besteht die Epidermis nur aus 2–4 Reihen rundlicher Zellen. Die Cutis mißt ca. 0,052 mm und besteht aus groben, dicht verfilzten Fasern. In den dorsalen Schildern ist die äußere Hälfte der Lederhaut mit dichtem, dunkelbraunem Pigment erfüllt, lateral gegen die Mundspalte wird dasselbe spärlicher, und in den ventral gelegenen Partien fehlt es ganz.

An bestimmten Stellen, besonders in den Randpartien der Kopfschilder, erfährt das Integument eigentümliche Differenzierungen, die sich als Tastflecken erweisen. Beistehende Zeichnung (Fig. 2) zeigt ein solches Gebilde des Rostralschildes im Längsschnitt. Die Figur zeigt große Ähnlichkeit mit der MAURER'schen Abbildung eines Tastkörperchens aus der Kopfschuppe von *Coronella laevis* (49, tab. 8, fig. 2). Auf einer kleinen, flachen Papille der Cutis erhebt sich ein dunkelgefärbter Zapfen elliptischer Zellen und ragt weit in die

Epidermis hinein. Die Basis dieses Cutiszapfens verbreitet sich in eine kleine Anhäufung rundlicher Zellen. Unter denselben erkennt man ein quergetroffenes Nervenbündel. Die Chromatophorenschicht der Cutis tritt bis an das Gebilde heran, um hier plötzlich aufzuhören. Die epidermale Basalschicht zieht ohne Unterbrechung über den Cutiszapfen weg. Die über demselben gelegenen Zellen verlieren ihre hohe Cylinderform und nehmen eine kuglige oder abgeflacht kubische Gestalt an. Die Schichten des Stratum intermedium sowie auch des Stratum corneum erfahren außer einer leichten Aufwölbung keine wahrnehmbare Veränderung. Eine Kommunikation nach außen kann nicht konstatiert werden. [In dieser Zellenanhäufung erblicke ich das Analogon des von PINKUS (62) beschriebenen Zellenpolsters im Tastfleck der Kreuzotter. Sie unterscheidet sich von diesem Tastfleck nur durch die geringe Zahl ihrer Elemente. Diese Zellen entsprechen auch den sogenannten „Endkolben“ in den von LEYDIG (41) beschriebenen Epithelhügeln der Mundschleimhaut, der in die Epidermis eindringende Zellenzapfen dagegen den sogenannten „innern Zellen“ dieser Hügelorgane.] Auf andern Schnitten ergeben sich Bilder, die an den von PINKUS (62, fig. 24) geschilderten Tastfleck einer Natter erinnern. Man erblickt nämlich mitten in der Epidermis unter dem Stratum corneum einen scharf abgesetzten rund umschriebenen Zellenhaufen. Die Verfolgung dieses Gebildes ergibt aber mit Sicherheit, daß es sich nicht um eine rein epitheliale Differenzierung handelt, sondern daß wir nur die quergetroffene Spitze eines schief von unten her in die Epidermis eindringenden Cutiszapfens vor uns haben.¹⁾

Was die Verteilung der eben beschriebenen Tastkörperchen über die Schilder des Kopfes anbelangt, so verweise ich auf Fig. 3a u. b. Es stellt die eine das Schema der Tastflecken von *Rhinophis planiceps* dar, wie es sich aus der Rekonstruktion der Querschnitte durch den Kopf ergab. Daneben stelle ich zum Vergleich die Abbildung des Kopfes von *Coronella laevis*, rekonstruiert aus den einzelnen, bei ca. 30facher Vergrößerung gezeichneten Schuppen. Nach LEYDIG finden sich die „becherförmigen Sinnesorgane“ auf allen Kopfschuppen vor, auf den einen, z. B. Lippen-

1) PINKUS wagt nach seinen Befunden nicht zu entscheiden, ob es sich in seiner Figur um einen Epidermiszapfen oder um ein schräg eindringendes Cutiskörperchen handelt. Nach meiner Beobachtung an *Rhinophis* halte ich letztere Deutung für richtig.

rändern, Schnauzenschild, Nasalplatte, regellos zerstreut, bei andern, z. B. Wirbelschild und Occipitalschildern in mehr oder weniger regelmäßigen Reihen. Auf der Unterseite, dem Kinnschild und den Kehlpfatten kommen sie noch vor, aber sehr zerstreut. Bei *Rhinophis* ist es mir nicht gelungen, Tastkörperchen auf der Unterseite des Kopfes aufzufinden. Wenngleich nun die Tastkörperchen von *Rhinophis* ihrem Baue nach nicht mit den becherförmigen Sinnesorganen unserer einheimischen Ophidier übereinstimmen — denn letztere bestehen aus Differenzierungen der Epidermis und der Cutis zugleich, während die erstern, soweit ich ihre Entstehung verfolgen konnte, nur der Cutis angehören — so glaube ich doch bestimmt, daß beiderlei Organe einander entsprechen und daher direkt miteinander verglichen werden dürfen. Ein Blick auf die beiden Figuren zeigt nun die überraschende Tatsache, daß die Hautsinnesorgane des Kopfes bei *Rhinophis* relativ viel spärlicher auftreten als bei unsern Schlangen. Auf dem Schnauzenschild z. B. beläuft sich ihre Zahl bei *Rhinophis* auf 15, bei *Coronella laevis* auf 50–60. Auch in der Stellung ergeben sich Unterschiede. Bei unsern Schlangen sehen wir teilweise regellose Gruppenstellung der Tastflecke über das ganze Schild, bei *Rhinophis* sind sie randständig, meist zu einem, selten zweien oder dreien in der Mitte der Schuppe. Nimmt man noch den einfachen Bau dieser Organe hinzu, so ist dieser Befund doch recht merkwürdig, besonders im Vergleich zu dem hochentwickelten Hautsinnesapparat der unter ähnlichen Bedingungen lebenden Gymnophionen.

Ob sich solche Sinnesorgane auch in der Schleimhaut des Mundes befinden, vermag ich nicht anzugeben; an meinen Präparaten konnte ich keine besondern Differenzierungen derselben auffinden.

Auch über die Entstehung der Tastkörperchen am Kopfe vermag ich nichts zu sagen, da die Epidermis nirgends mit der Cutis in Kontakt war und letzteres selbst ein durchwegs gleichartiges, wenig differentes Gepräge zur Schau trug.

Hervorzuheben ist noch das Verhalten des Integuments am Scutum oculare. In seinen Randpartien zeigt das Scutum oculare den gleichen Bau wie die übrigen Kopfschuppen. Im Bereiche des Auges aber, in der sogenannten Brille, verändern sich die tieferliegenden Integumentschichten erheblich unter dem Einfluß des Sehorgans und bewirken eine starke Verdünnung der Brille. Das Integument sinkt auf die Hälfte seiner ursprünglichen Dicke herunter. Besonders deutlich ist diese Verdünnung am Stratum Malpighii wahr-

nehmbar. Das auf diesem Entwicklungsstadium sehr hohe Cylinder-epithel flacht sich allmählich ab, nimmt kubische Gestalt an und geht direkt vor dem Auge in eine einfache Lage platter Zellen über. Am Rande beträgt die Höhe der MALPIGHI'schen Schicht 0,026 mm, vor der Linse nur noch 0,004 mm. Ähnlich verhält sich die Cutis. Auch sie engt sich gegen den Bulbus hin auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Breite ein. Ihr Durchmesser beträgt außerhalb des Auges 0,048 mm, vor dem Auge aber 0,025 mm. Ihre kräftig ausgebildete Chromatophorenschicht zieht sich schmaler und schwächer werdend bis zum Rande der Brille, wo sie dann gänzlich aufhört. Auf diese Weise wird das Scutum oculare befähigt, Lichtstrahlen durchzulassen und sie dem unter ihm liegenden Sehorgan zuzuführen. Die äußern Epidermisschichten, besonders die Hornschicht, ziehen in gleichbleibender Dicke über das ganze Augenschild hinweg.

In seiner Gesamtheit bildet das Ocularschild eine konvex-konkave Fläche, die als eine Art Zerstreuungslinse wirkt. Unter ihrer dünnsten Stelle, nur durch den Conjunctivalsack von ihr getrennt, befindet sich das Auge, welches in der Jugend möglicherweise noch fähig ist, Lichtreize aufzunehmen und dem Gehirn zu übermitteln.

Die verhältnismäßig große Dicke der Brille (vgl. mit unsern Schlangen) schont vielleicht das Tier vor plötzlichen starken Lichtreizen, da es beim Graben oder durch besondere Einflüsse der Witterung leicht aus dem dämmerigen Erdreich an das Tageslicht gebracht wird.

Eigentümliche Verhältnisse zeigt das Kopftintegument einer erwachsenen *Rhinophis trevelyanus* von 24 cm Länge (Fig. 4). Das Gesamtintegument hat eine Dicke von 0,273 mm, die Cutis mißt 0,074 mm, die Epidermis 0,199 mm. Das Stratum Malpighii besteht aus einer doppelten Lage schmäler, spindelförmiger, dicht aneinander gedrängter Zellen. Darüber lagert sich das aus ca. 8 Zellenreihen bestehende Stratum intermedium. Ihre 2—3 äußersten Lagen schließen sich nicht wie beim jungen Tiere als abgeplattete Schichten an das Stratum corneum an, sondern stellen sich mit ihrer Längsachse senkrecht zur Oberfläche und verlängern sich nach außen in säulenartige Fortsätze. Außen teilen sich diese Säulen gabelig in kurze Bogenstücke und verbinden sich mit den Bogen der benachbarten Zellen. So entsteht eine Art von Gewölbekonstruktion, auf welcher die eigentliche Hornschicht gleichsam als Dach aufruhrt. Diese Stützgewebeschiebt erreicht die beträchtliche Dicke von 0,04 mm, was dem dritten Teil der Gesamtdicke der mittlern Epidermisschicht

entspricht. Dadurch ist sie befähigt, die mechanische Festigkeit der Haut wesentlich zu erhöhen. Die Kerne dieser Stützzellen sind klein und stark tingiert. Die Hornschicht läßt zwei Partien unterscheiden, eine aus dichten kernlosen Fasern bestehende Innenschicht und eine fast homogen aussehende Außenschicht. Die Cutis ist relativ dünn und springt in zackenartigen Papillen in die Schleimschicht vor. In den Papillen finden sich die Endigungen von Blutgefäßen und Nerven.

An den Sinnesorganen sind keine auffallenden Veränderungen wahrnehmbar. Wir treffen auch hier die oben geschilderten schmalen Cutiszapfen, welche sich tief in das Stratum Malpighii einsenken. Letzteres zieht auch hier wie auf jungen Stadien in Form niedriger, flacher, kugliger Zellen über das Tastkörperchen weg. Sie sind aber hier ziemlich schwierig aufzufinden, weil sie gegen die mächtige Epidermis stark zurücktreten.

Außer den Tastkörperchen treten auf den Schuppen des Kopfes Gebilde auf, welche morphologisch zu den Epidermoidalorganen gerechnet werden müssen. Es sind dies mehr oder weniger kuglige Zellenmassen, welche in die Epidermis eingelagert sind und eine ansehnliche Größe erreichen. Beistehende Zeichnung (Fig. 4) stellt einen Schnitt durch ein solches Gebilde des Schnauzenschildes dar. Die Hornschicht zeigt eine leichte Aufwölbung. Unter derselben, innerhalb des Stratum intermedium, liegt ein rundlicher Sack, dessen radiärer Durchmesser 0,145 mm und dessen tangentialer Durchmesser 0,176 mm beträgt. Seine Wandung wird aus 3 Reihen platter, enggeschichteter Zellen mit kleinen dunkelgefärbten Kernen gebildet. Die darunter liegenden Schichten der Epidermis dringen etwas gegen die Cutis vor, sodaß man den Eindruck erhält, das ganze Gebilde ruhe auf einer breiten Cutispapille auf. Merkwürdigerweise erfährt die Chromatophorenschicht unter dem Organ eine Unterbrechung, wie dies bei nervösen Endapparaten der Fall ist, obgleich direkt unterhalb des Organs keine Nervenfasern gefunden wurden; wohl aber sind solche in der Nähe zu konstatieren. Der Hohlraum des rundlichen Organs ist ausgekleidet von einer mehrfachen Schicht großer polygonaler Zellen mit hellen runden Kernen. Der Innenraum ist erfüllt mit einem von dunklen Körnern durchsetzten Gerinnsel, dessen Struktur an vorliegenden Präparaten nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte. Man glaubt stark gequollene, der Verschleimung anheimgefallene Zellen vor sich zu haben, die aus dem Verbande der übrigen Zellen losgerissen und nun mit dem hell-

braunen, homogenen Secret, das den zentralen Teil des Hohlraumes sowie die Lücken zwischen dem granulierten Gerinnsel erfüllt, nach außen gestoßen werden sollten. Ein scharf begrenzter Ausführgang kann jedoch in der Hornschicht nicht konstatiert werden. Wohl aber erscheint die letztere an den meisten mir zu Gesichte gekommenen Gebilden eingerissen. Der ganze Bau dieser Gebilde deutet daraufhin, daß es sich nicht um Sinnesorgane, sondern um epidermoidale Drüsen handelt, vielleicht um stark zusammengeknäuelte Schläuche, deren Funktion in der Befeuchtung der Schuppenoberfläche besteht. Es zeigen sich nämlich die Nasenöffnungen sowie die Lücken unter den Schuppenrändern mit dem oben erwähnten hellbraunen Secret erfüllt. Auch an verletzten Stellen der Kopfhaut läßt sich eine ähnliche Verschleimung der Wundränder und eine Anfüllung der Narbe mit solch braunem Secret feststellen. Ein richtiger Einblick in die Beschaffenheit dieser drüsenartigen Organe kann jedoch nur an Hand frischen Materials gewonnen werden.

Über die Entstehung dieser Drüsenbildungen kann ich nichts Bestimmtes angeben, weil auf den jüngern Stadien keinerlei Andeutungen solcher Epidermoidaldifferenzierungen zu finden sind. Nun ist aus den Untersuchungen über die becherförmigen Sinnesorgane durch LEYDIG bekannt und neuerdings an *Ichthyophis glutinosus* von P. u. F. SARASIN bestätigt worden, daß am Aufbau der Hautsinnesorgane stets auch Drüsenzellen beteiligt sind und daß solche Organe im Alter häufig drüsig degenerieren. Hieraus ergäbe sich der Schluß, daß die drüsenartigen Gebilde in der Epidermis des erwachsenen *Rhinophis* durch Degeneration aus Epidermoidalorganen entstanden seien. Gegen diese Auffassung spricht aber der Umstand, daß sich in der Epidermis über den Tastpapillen keine besondern Gewebeveränderungen nachweisen lassen und daß auf keiner der untersuchten Entwicklungsstufen Übergänge von Tastkörperchen zu solchen Drüsenbildungen anzutreffen waren. Eine endgültige Deutung dieser Organe muß also einer Neuuntersuchung vorbehalten werden.

2. Körperschuppen.

Die Körperschuppen stimmen dem Bau nach mit den Kopfschildern im wesentlichen überein. Sie unterscheiden sich aber durch ihre geringere Dicke von diesen. Am Vorderrande beträgt

ihr Durchmesser bei einem Tiere von 6 cm Länge 0,074 mm, bei einem erwachsenen *Rhinophis trevelyanus* 0,142 mm und nimmt gegen den freien Hinterrand beträchtlich ab, indem die Cutis ganz schwindet. Das Stratum intermedium ist nur schwach entwickelt, und beim erwachsenen Tiere kommt es in der Rumpfreion nicht mehr zur Ausbildung eines besondern Stützgewebes.

Jede Schuppe trägt gewöhnlich nur ein Sinnesorgan, welches sich oberflächlich als kreisrunder Fleck kenntlich macht. Auf den Präanalschildern sowie auch auf den Subcaudalschuppen wird ihre Zahl auf 3—5 erhöht. Über ihre Beschaffenheit ist dasselbe zu sagen, was für die Tastkörperchen der Kopfschilder angeführt worden ist (Fig. 5a u. b).

3. Das Schwanzschild.

Wie sich die Schwanzschuppe schon äußerlich als scharf umschriebenen Bezirk des Integuments kennzeichnet, so zeigt auch ihr histologischer Bau Eigentümlichkeiten, die das Schwanzschild als besonders modifizierte und speziellen Verrichtungen dienstbar gemachte Schuppe charakterisieren. Ihr Dickendurchmesser wächst beim jungen Tiere wieder auf 0,114 mm an und übertrifft beim erwachsenen (*Rhinophis trevelyanus*) mit 0,422 mm sogar die Dicke der Kopfhaut ganz beträchtlich. Die Massenzunahme ist auf die starke Ausbildung der Hornschicht und des Coriums zurückzuführen. Unter dem Integument bildet sich ein mächtiges Polster von dichtem, subcutanem Bindegewebe. Die Cutis besteht aus groben Bindegewebsfasern, in die nur spärliches Pigment eingelagert ist. An ihrer Unterfläche entsteht ein starker schildförmiger Knochen, dessen Form diejenige des Schwanzschildes nachahmt. Beim jungen Tiere besteht er aus 2 Platten, welche sich beim erwachsenen Tiere vereinigen und mit den letzten Schwanzwirbeln in Beziehung treten. Ich bezeichne diesen Abkömmling der Cutis als „Schildknochen des Schwanzes“ und verschiebe die Beschreibung desselben auf das Skeletsystem. Subcutanes Bindegewebe sowohl als auch das Corium sind von einem reichverzweigten Netz von Nervenfasern, den Aufzweigungen der letzten Spinalnerven, durchzogen. Die Epidermis ist von dichtgefügttem Bau und so stark tingiert, daß ihre Beschaffenheit nur schwer erkannt werden kann. Ihre Oberfläche ist infolge der zahlreichen Tastpapillen hügelig. Die sie nach außen abschließende Hornschicht nimmt an allen Erhöhungen

teil und bringt die Wärzchenbildung hervor, die das Schwanzschild so auffallend charakterisiert. Sie besteht aus feinen Hornfasern. Ihre äußerste Grenzschicht erscheint homogen.

Die Tastkörperchen (Fig. 6) treten im Schwanzschilde in auffallend großer Zahl auf. Sie verdienen insofern eine besondere Beachtung, als sie es sind, welche das Relief der Schwanzschuppe bedingen. Sie bestehen ebenfalls aus Cutiszapfen, welche in die MALPIGHI'sche Schicht eindringen und dieselbe aufwölben. Sie zeigen aber nicht Kegelform, sondern nehmen eine mehr kuglige Gestalt an. Die Nervenfasern lassen sich leicht bis an das Gebilde verfolgen. Gewöhnlich findet man auch ein Blutgefäß in unmittelbarer Nähe, welches wahrscheinlich das Körperchen ringförmig umzieht. Beim erwachsenen Tiere zeigt sich im Stratum intermedium ein runder, mehr oder weniger scharf umschriebener Zellenballen von hellerer Beschaffenheit, und über demselben erhebt sich die Hornschicht zu einem spitzen Kegel, welcher häufig von einem zentralen Kanal durchbohrt erscheint. Ich kann jedoch nicht mit Sicherheit entscheiden, ob es sich wirklich um eine Kommunikationsöffnung oder ob es sich nur um durch die Präparation hervorgerufene Einrisse handelt. Bei jungen Tieren konnten solche Ausführgänge nicht gefunden werden. Drüsenartige Bildungen kommen nicht vor.

Zusammenfassung.

Überblicken wir an Hand der umstehenden Tabelle den eben behandelten Abschnitt, so ergibt sich als Resultat obiger Untersuchung:

Das Schuppenkleid von *Rhinophis planiceps* und *trevelyanus* zerfällt sowohl äußerlich als auch dem innern Baue nach in 3 Gruppen: in Kopfschuppen, Körperschuppen und Schwanzschuppen. Die stärkste Differenzierung erfahren die Kopfschuppen und die Schwanzschuppen, und zwar sowohl nach mechanischer als auch nach sensorieller Richtung hin. Die Kopfschuppen sind äußerlich charakterisiert durch ihre Größe und Gestalt, innerlich durch die Dicke des Integuments und durch besondere Differenzierung des Stratum intermedium zu einem Stützgewebe. Ferner zeichnen sich die Kopfschuppen aus durch die beschränkte Zahl von Tastkörperchen und diejenigen des erwachsenen Tieres durch das Auftreten kugliger Gebilde von drüsenartiger Beschaffenheit.

Schuppenmaße eines *Rhinophis planiceps* von 6 cm Länge.

	Integument	Cutis	Chromato- phor.	Ges. Epiderm.	Strat. Mhp.	Strat. intern.	Strat. cornu
Scutum rostrale	0,109	0,035	0,008	0,074	0,039	0,026	0,008
Scutum praefrontale	0,110	0,052	0,008	0,058	0,026	0,022	0,008
Scutum oculare							
(vor der Linse)	0,052	0,026	0	0,026	0,004	0,017	0,008
(außerhalb des Auges)	0,100	0,048	0,008	0,052	0,026	0,017	0,008
Scutum occipitale	0,100	0,048	0,008	0,052	0,022	0,022	0,008
Thoracalschuppe	0,074	0,026	0,004	0,040	0,022	0,017	0,004
Caudalschild							
(durch einen Sinnesbügel)	0,114	0,052	0,022	0,074	0,014	0,014	0,012
(zwischen zwei Sinnesbügeln)	0,102	0,058	0,022	0,044	0,014	0,017	0,014
Sinnesorgan im Präfrontale	raditär 0,030	tangential 0,017	—	—	—	—	—

Schuppenmaße eines erwachsenen *Rhinophis trevelyanus* von 24 cm Länge.

a) Kopfschuppen							
Scutum supra labiale	0,273	0,074	vereinzt. Zell.	0,198	0,017	0,122	0,022
Scutum nasale	0,330	0,154	0,022	0,176	0,017	0,132	0,022
Scutum oculare							
(vor der Linse)	0,123	0,057	0	0,066	0,013	0,022	0,022
(außerhalb des Auges)	0,198	0,044	0,017	0,154	0,022	0,096	0,017
Scutum parietale	0,246	0,088	0,030	0,158	0,022	0,101	0,026
b) Körperschuppen (vorderes Viertel)							
1. Querschnitt	0,140	0,088	0,026	0,052	0,008	0,035	0,008
2. Längsschnitt	0,142	0,066	0,022	0,066	0,008	0,048	0,008
c) Caudalschild							
1. Zwischen zwei Sinnesbügeln	0,422	0,038	0	0,114	0,017	0,048	0,030
2. Durch einen Sinnesbügel	0,431	0,286	0	0,145	0,013	0,110	0,013

Die Körperschuppen sind relativ klein und nahezu von gleicher Größe und Gestalt. Das Stratum intermedium ist nur schwach ausgebildet, eine Stützschiicht fehlt. In der Regel ist nur ein Tastkörperchen vorhanden. In der Caudalregion schwankt ihre Zahl zwischen 3 und 5. Drüsen fehlen.

Das Schwanzschild ist rauh und mit vielen Wärzchen bedeckt. Sie entsprechen kegelförmigen Verdickungen der Hornschicht; unter denselben liegen die Tastkörperchen. Die einzelnen Schichten sind mächtig entwickelt und übertreffen in ihrer Gesamtheit die Dicke der Kopfschilder bei weitem. Die Unterseite der Cutis sondert einen eigentümlich geformten harten Knochen ab, der im Alter mit der Wirbelsäule verwächst und so die Druckfestigkeit des Schwanzendes bedeutend erhöht. Ich bezeichne dieses Skeletstück als Schildknochen des Schwanzes.

Die Sinnesorgane sind durchweg nach dem gleichen Plane gebaut. Sie bestehen aus einer zapfenartigen Cutispapille, welche sich in die Basalschicht der Epidermis einsenkt. Von der reichen Gliederung in Hügelorgane und in flaschenförmige Seitenorgane, wie sie von SARASIN für die unter gleichen Bedingungen lebenden Gymnophionen beschrieben worden sind, ist hier nichts zu finden. Ebenso scheinen die becherförmigen Sinnesorgane, die LEYDIG am Kopfe unserer einheimischen Schlangen aufgefunden hat, gänzlich zu fehlen. Große Übereinstimmung finde ich dagegen mit den von MAURER beschriebenen Tastflecken von *Coronella laevis* (50) und mit den von PINKUS als Tastflecken beschriebenen Gebilden, wenn ich die Abbildung der Tastflecken der Kreuzotter (62, fig. 23) mit jener der Tastflecken der Natter (62, fig. 22) kombiniere.

IV. Die Mundhöhlendrüsen von *Rhinophis*.

Wie bei den Ophidiern im allgemeinen so zeigt auch der Drüsenapparat der Mundhöhle der Rhinophiden eine weitgehende Differenzierung. Sie erfüllen den Raum zwischen Schädel und Integument und erstrecken sich von der Schnauzenspitze bis zum Parietale — also nahezu über die vordere Hälfte des Kopfes — dicke Drüsenpolster bildend, deren Gesamtvolumen demjenigen des zwischen sie eingebetteten Schädelabschnittes wenig nachstehen wird. Obgleich der Drüsenapparat der Mundhöhle in seiner Gesamtheit mit demjenigen von *Tropidonotus natrix* übereinstimmt, so unterscheidet er

sich von demselben doch in mehr als einem Punkte, vor allem durch das Verhalten der HARDER'schen Drüse, die geradezu enorme Dimensionen annimmt. — Diese Erscheinung steht offenkundig in engstem Zusammenhange mit der unterirdischen Lebensweise. Sie ist zwar nicht typisch für die Gattung der Rhinophiden; ein ähnliches Verhalten zeigt die Glandula Harderiana der Typhlopiden (37, 53) und der in den nordamerikanischen Höhlen lebenden Amphisbäne *Rhineura floridana* (15). — Ferner werden gewisse Drüsenpartien reduziert; so fehlt das von LEYDIG als Schnauzendrüse, Glandula praemaxillaris, beschriebene unpaare Mittelstück der Glandulae supramaxillares und im Unterkiefer das bei *Tropidonotus natrix* deutlich abgesetzte Verbindungsstück der Unterkieferdrüsen. Eine Glandula lingualis posterior wird zwar embryonal noch angelegt, kommt aber nicht mehr zur Entfaltung und verschwindet im ausgewachsenen Zustande ganz. Abweichend von der allgemeinen Norm verhalten sich auch die Ausführungsgänge einiger Drüsen; so mündet die gelbliche Partie der Oberkieferdrüse (LEYDIG) nicht in eine außerhalb der Zahnreihe gelegene Falte der Schleimhaut wie bei *Tropidonotus natrix*, sondern sie bahnt sich einen Weg nach außen und ergießt ihr Secret an der Lippencommissur an die Oberfläche. Eine wesentliche Bereicherung gegenüber den übrigen Schlangen erfährt das Drüsensystem der Rhinophiden in Form einer drüsenartigen Neubildung, welche den vordern Raum der knorpiligen Nasenkapsel erfüllt und in den die Apertura externa mit der Nasenhöhle verbindenden Luftgang mündet, wie weiter unten noch ausführlicher gezeigt werden soll.

Über die Funktionen des gesamten Apparats sowie der einzelnen Drüsen kann, solange man sich auf die Untersuchung konservierten Materials beschränken muß, nur vermutungsweise gesprochen werden. Wahrscheinlich stimmen sie mit jenen der gewöhnlichen Schlangen überein. Die Drüsen erhalten aber bei unserer Schlange gegenüber den an der Oberfläche lebenden Ophiidiern insofern eine höhere Bedeutung, als bei der grabenden Lebensweise zweifellos größere Anforderungen an ihre Leistungsfähigkeit gestellt werden, sowohl in bezug auf das Feuchthalten der Luftwege als auch auf die Einschleimung des Verdauungskanal. Außerdem scheint mir nötig zu sein, daß während der Bohrarbeit die Oberfläche des aalförmigen Kopfes reichlich mit Schleim befeuchtet wird, um sie glatt und schlüpfrig zu erhalten und so gegen Verletzungen zu schützen, vielleicht auch, um zu großer Erwärmung vorzubeugen.

Andrerseits mögen große Mengen von Speichel nötig sein, um allzu trockenes Erdreich anzufeuchten.

1. *Glandulae supramaxillares.*

Die Oberkieferdrüsen liegen außerhalb der Maxillen und erstrecken sich von der Schnauzenspitze bis zur Lippencommissur. Wie bei *Tropidonotus natrix* zerfällt jeder der beiden Äste in zwei scharf gesonderte Partien, eine untere und eine obere hintere. Beide Drüsenabschnitte unterscheiden sich aber nicht nur der Lage nach, sondern auch durch die Art und Weise ihrer Ausmündung und besonders durch ihre histologische Beschaffenheit.

Die untere Partie der *Glandula supramaxillaris* ist lang, walzenförmig, besitzt 8—9 Ausführgänge und erstreckt sich längs des ganzen Lippenrandes von der Spitze des Prämaxillare bis hinter das Maxillare. Vor dem Prämaxillare begegnet sie dem Drüsenast der andern Seite. Im Gegensatz zu *Tropidonotus natrix* aber vereinigen sich die beiden Drüsenäste nicht an der Schnauzenspitze zu einem hufeisenförmigen Bogen, sondern bleiben durch ein schmales, aber deutliches Bindegewebsseptum voneinander getrennt. Die vordern Enden der Drüsenäste verbreitern sich nicht zu einem gemeinsamen Mittelstücke; es unterbleibt demnach die Bildung einer *Glandula rostralis* (Gland. praemaxill. LEYDIG). Jeder der beiden Äste der *Glandula supramaxillaris* setzt sich zusammen aus 8—9 hintereinander gereihten Drüsenpaketen, welche durch dünne Scheidewände aus Bindegewebe voneinander getrennt sind (Fig. 7a).

Jedes Drüsenpaket besteht aus vielen zusammengesetzten Schläuchen. Diese sind radiär um einen mehr oder weniger zentral gelegenen Sammelkanal geordnet. Der Ausführgang zieht der Ventralseite des Drüschens entlang, biegt dann in ungefähr rechtem Winkel ab und wendet sich medianwärts, um sich in eine außerhalb der Zahnreihe gelegene Falte der Mundschleimhaut zu öffnen. Die Schläuche sind durch dünne Häute voneinander geschieden, während das um den Ausführgang gelegene Stützgewebe an Mächtigkeit gewinnt.

Die kubischen Drüsenzellen sind ziemlich groß. Die Zellgrenzen sind als stark lichtbrechende Linien sichtbar. Das Zellplasma ist hell, scheinbar homogen, der große Kern oval und dicht der Zell-

basis angelagert. Der Belag des Ausführungsganges wird durch Plattenepithel gebildet.

Die ganze Drüse ist eingehüllt in eine mehr oder weniger dicke, sehnige Bindegewebskapsel. An ihrem hintern Ende inseriert die vordere Portion des Musculus masseter. Die Oberkieferdrüse fällt in den Bereich dieses Muskels.

Am Hinterrande der Orbita, in der Gegend des Transversums, sondert sich die obere Partie (gelbliche Partie, LEYDIG) der Glandula supra maxillaris von der untern ab und steigt als dreieckiger Lappen an der häutigen Orbitalwand empor. Ihre nach vorn gerichtete Partie wird durch 2 querliegende Furchen in 3 übereinander liegende Lappen geteilt (Fig. 7a*). Ihr hinterer Rand wird durch den Musculus masseter der Länge nach eingeschnitten und in 2 senkrecht stehende Lappen von ungleicher Größe zerlegt. Der mediale größere Lappen wird vom Musc. masseter an das Parietale und an den Musc. pterygoparietalis gepreßt, während der kleinere laterale Lappen gegen die äußere Haut gedrängt wird. Der Hinterrand der obern Partie überragt nach hinten den untern Teil der Oberkieferdrüse.

Wie schon oben erwähnt wurde, zeigen die Ausführungsgänge der hintern obern Partie der Glandula supramaxillaris ein merkwürdiges und vom allgemeinen Schema abweichendes Verhalten. Das Drüsensecret sammelt sich in zwei großen Gängen, von denen der eine mehr dorsal, der andere mehr ventral gelegen ist. Diese ziehen nun aber nicht medianwärts gegen die Zahnreihe, sondern wenden sich nach außen am Masseter vorüber und verlaufen parallel nach hinten bis zur Lippencommissur und münden nahe beieinander gelegen außen am Mundwinkel, ihr Secret, entgegen der Regel, nicht in die Mundhöhle, sondern nach außen entleerend (Fig. 8).

Die ebenfalls verzweigten und radiär um die Sammelräume gelagerten Schläuche sind fest aneinander gefügt und besitzen ziemlich enge Lumina. Dadurch erhält die ganze obere Partie ein viel kompakteres Aussehen und unterscheidet sich schon oberflächlich deutlich von dem untern Teil der Drüse. Weitere Unterschiede ergeben sich aus der histologischen Beschaffenheit der Drüsenelemente. Die Zellen der Epithelien sind größer, mit trübem, dichtem Plasma erfüllt, wodurch sich die Zellgrenzen nicht so scharf abheben wie bei den Zellen der untern Partie. Mit Hämatoxylin färben sie sich intensiv blau, während die Zellen der untern Partie einen entschieden rötlichen Ton annehmen.

Nach der Lage der Ausführungsgänge zu schließen, kann dieser Drüse nur die Aufgabe zukommen, die äußern Mundteile mit Secret zu versorgen, sei es, um die Oberfläche des Kopfes glatt und schlüpfrig zu machen, um Verletzungen des Integuments zu erschweren, oder sei es, um die harte Erde anzufeuchten und für die Bohrarbeit zuzubereiten.

Interessant ist, daß bei erwachsenen Tieren die obere Partie relativ schwach entwickelt ist. Diese Erscheinung ist zurückzuführen auf das kolossale Wachstum der HARDER'schen Drüse, welche die ganze Orbita erfüllt und wohl imstande ist, die benachbarten Drüsen in ihrer Entwicklung zu hindern.

2. Glandulae inframaxillares.

Entsprechend dem kürzern Unterkiefer stehen die Glandulae inframaxillares den Oberkieferdrüsen an Länge nach. Sie reichen von der Unterkiefersymphyse bis zur Lippencommissur und erfüllen den ganzen Raum zwischen Dentale und Lippenrand. Auch sie verhalten sich ganz analog den Oberkieferdrüsen. Wohl treten die Spitzen der beiden Drüsenäste vor der Symphyse des Unterkiefers zusammen, aber sie verschmelzen nicht miteinander zu einem einheitlichen Bogen wie bei *Tropidonotus natrix*, sondern sie bleiben durch ein deutliches Septum aus Bindegewebe voneinander geschieden. Jeder Drüsenast mündet mit 6 Ausführungsgängen in einer längs dem Mandibulare hinziehenden Falte der Mundschleimhaut und setzt sich aus 6 hintereinander gereihten, durch dünne Bindegewebssepten voneinander getrennten Drüsenkomplexen zusammen. An ihrem Hinterende teilt sie sich in einen obern und einen untern Lappen. Der obere ist etwas länger als der untere und wird nach hinten zu einem Ausführungsgang ausgezogen, welcher an dem untern Schenkel der Lippencommissur, gegenüber den Ausführungsgängen der hintern obern Partie der Oberkieferdrüsen endigt. Wie im Oberkiefer, so besitzt auch hier jedes Drüsenpaket seinen eignen, zentral gelegenen Sammelraum, welcher in den Ausführungsgang der Drüse übergeht. Auch in ihrem histologischen Bau stimmt die Unterkieferdrüse mit der Supramaxillardrüse völlig überein.

3. Die äußere oder laterale Nasendrüse.

(Glandula nasalis, LEYDIG.)

Das von den Autoren als Glandula nasalis (LEYDIG, 43; REICHEL, 64; BORN, 79) beschriebene Organ bezeichne ich in Übereinstimmung mit GAUPP (18) als „äußere“ oder „laterale“ Nasendrüse (Fig. 7b), zum Unterschiede von einer drüsenartigen Bildung, die unten als „innere“ oder „mediale“ Nasendrüse beschrieben werden soll (Fig. 9).

Die lateralen Nasendrüsen liegen außerhalb des Schädels und beginnen an der Stelle, wo der von der Apertura externa nach hinten führende Gang in die Riechhöhle übergeht, an der Grenze von Pflasterepithel und hohem Riechepithel oder mit andern Worten: am Hinterende des Ethmoidalknorpels, ziehen sich von hier aus der äußern Wand des Septomaxillare entlang nach hinten und enden hinter den JACOBSON'schen Organen (Fig. 7b). Sie bilden 2 längliche Körperchen. Die Beschaffenheit des Drüsenepithels zeigt keinerlei Abweichungen von demjenigen der Oberkieferdrüse. Die Drüenschläuche öffnen sich in einen Gang, welcher dem lateralen Rande der Unterseite entlang nach vorn läuft. In seinem weitem Verlaufe zeigt dieser Ausführgang ein ganz ähnliches Verhalten, wie BORN für den Nasendrüsengang von *Tropidonotus natrix* angibt. Er mündet nämlich nicht in die Nasenhöhle selbst, sondern ergießt sein Secret in den von der Nasenöffnung nach der eigentlichen Nasenhöhle führenden Gang. Sonderbarerweise mündet er aber nicht in den der Luftzufuhr dienenden Teil des Ganges, sondern in einen median gelegenen, blindsackartigen Anhang dieses Ganges, der wegen seiner merkwürdigen Form und wegen der drüsenartigen Beschaffenheit seiner Wandung als eine besondere Drüse aufgefaßt werden muß. Dieser Anhang des Nasenganges ist die oben genannte „mediale“ Nasendrüse.

4. Mediale Nasendrüse.

Legt man dicht hinter der Apertura externa einen Frontalschnitt durch die Nasenkapsel (Fig. 9), so bemerkt man, daß der vordere Nasengang — das Verbindungsstück zwischen der Narine und der eigentlichen Nasenhöhle — nicht den ganzen Raum der knorpeligen Nasenkapsel ausfüllt, sondern höchstens etwas mehr als ein Drittel. Der übrige mediale, zwischen Septum und Nasengang

gelegene Raum wird eingenommen von einem großen, sackförmigen Gebilde, das durch Ausstülpung einiger kurzer, aber weiter Blindsäcke ein drüsenartiges Aussehen erhält. Sein ziemlich weites Lumen kommuniziert direkt mit dem vordern Nasengang und erscheint als eine Aussackung desselben. Die Wandung dieses Sackes ist auffallend dick und läßt deutlich 2 verschiedene Schichten erkennen. Die äußere Schicht besteht aus cylindrischen Epithelzellen, welche einfach die Fortsetzung des epithelialen Wandbelages des vordern Nasenganges bilden. An dieses Cylinderepithel schließt sich nach innen eine drei- bis vierreihige Schicht sehr großer, im Querschnitt polygonal erscheinender Zellen, welche sehr an Drüsenzellen erinnern. Die Zellgrenzen sind scharf ausgeprägt. Das Innere ist erfüllt von einem homogenen, anscheinend nicht granulierten Plasma von heller Farbe. In der Mitte der Zelle befindet sich ein großer, rundlicher Kern mit dunkel gefärbtem Körperchen. Das ganze Organ ist von dichtem Bindegewebe umgeben, in welches, besonders reichlich an den Enden, transversale und longitudinale Muskelbündelchen eingelagert sind.

In bezug auf die Lagerungsverhältnisse zeigt dieser paarig angelegte Drüsen Schlauch eine gewisse Übereinstimmung mit der unpaaren Intermaxillardrüse der Amphibien. Wie jene den hinter der Prämaxille liegenden Internasalraum erfüllt, so erfüllt auch die mediale Nasendrüse von *Rhinophis* den Raum hinter dem Prämaxillare und lehnt sich mit ihrem mediolateralen Rande an die vertikale Platte des Prämaxillare an, während ihre Unterseite der Basalplatte dieses Knochens aufliegt. Dennoch halte ich es für unzulässig, unsere Drüse mit dem Namen einer Intermaxillardrüse zu belegen, weil ein Internasalraum im Sinne der Amphibien bei *Rhinophis* nicht vorkommt, da das Prämaxillare eine vertikale Platte nach hinten sendet, welche zwischen die knorpeligen Nasenkapseln eindringt und sich sowohl dorsal als auch ventral vom Mesethmoidknorpel an der Bildung des Nasenseptums beteiligt. Auch darf sie nicht verwechselt werden mit der Glandula nasalis inferior der Chelonier, welche speziell bei *Trionyx* beobachtet und von C. K. HOFFMANN, in: BRONN Klass. Ordn., ausführlich beschrieben wurde und auch von GAUPE als mediane, untere oder septale Nasendrüse in seiner Arbeit: Über die Nervenversorgung der Nasenhöhlendrüsen bei den Wirbeltieren, bezeichnet wird. Vorläufig möchte ich aber dennoch die oben beschriebene Aussackung des vordern Nasenganges von *Rhinophis* als „mediale“ Nasendrüse bezeichnen, weil meiner Ansicht nach diese

Benennung die Lage des betreffenden Organs am besten charakterisiert, falls nicht der Name „Internasaldrüse“ als zweckmäßiger erachtet werden sollte, da letzterer eine Verwechslung mit der septalen, medianen Nasendrüse von *Trionyx* (HOFFMANN, GAUPP) ausschließen würde.

Da keiner der Autoren das Vorkommen einer medial gelegenen Nasendrüse bei den gewöhnlichen Schlangen erwähnt, auch in ihren Zeichnungen nichts Derartiges abgebildet wird, darf wohl angenommen werden, daß es sich hier um ein spezifisches Merkmal der unterirdisch lebenden Schlangen handelt, das vielleicht einzig den Rhinophiden und Uropeltaceen im allgemeinen, vielleicht aber auch noch den diesen nahestehenden und in ähnlichen Bedingungen lebenden Typhlopiden zukommt. Jedenfalls haben wir es mit einem Neuerwerb zu tun, der mit der grabenden Lebensweise im engsten Zusammenhang steht und dessen Definition etwa folgendermaßen gefaßt werden kann. Die *Glandula nasalis medialis* oder *Glandula internasalis* der Rhinophiden besteht in einer eigentümlichen drüsenartigen Modifikation des Epithels des vordern Nasenganges und ist also wahrscheinlich noch zu den Integumentalorganen zu rechnen. Über die Funktion dieser Drüse ist noch nichts bekannt.

5. HARDER'sche Drüse.

Die *Glandula Harderiana* zeichnet sich durch ihre ungewöhnliche Größe aus. Die enorme Ausbildung der Drüse ist ebenfalls eine direkte Folge der subterranean Lebensweise. Wir sehen daher dieselbe Erscheinung auch bei den unter ähnlichen Bedingungen stehenden Typhlopiden (37) und bei den höhlenbewohnenden Amphisbänen von Nordamerika (15).

Bei etwa 4 cm langen Embryonen von *Rhinophis* erfüllt der Bulbus noch den ganzen Orbitalraum. Die HARDER'sche Drüse beginnt sich erst in Form einzelner winzig kleiner Drüsenkomplexe an der Hinterseite des Bulbus anzulegen. Doch bald nach dem Ausschlüpfen bei ca. 6 cm Länge findet man die zerstreuten Drüsen vereinigt und zu einer großen Masse angewachsen, welche sich ähnlich dem Becher einer Eichel um die hintere Hälfte des Bulbus legt (Fig. 7c). Auf diesem Stadium erreicht der Bulbus das Maximum seiner Entwicklung. Von nun an wird das Größenwachstum gehemmt, und mit zunehmendem Alter macht sich die Degeneration des Auges bemerkbar. Anders dagegen die HARDER'sche Drüse. Sie

hält Schritt mit dem Wachstum des Körpers, erfüllt bald den ganzen Orbitalraum und reicht vom Präfrontale bis zum Parietale. Der Bulbus wird bis auf die Linsengegend von den Drüsen-schläuchen eingehüllt. Die Bewegungsmuskeln des Auges und der Sehnerv sind völlig in sie eingebettet. Der Bulbus selbst ist zusammengepreßt, der Glaskörperaum kommt zum Schwinden. Das Auge nimmt die Form einer Birne an, deren Stiel durch den Opticus gebildet wird (Fig. 12 Hg). Außerhalb der häutigen Orbita macht sich eine Wachstumshemmung der Oberkieferdrüsen geltend, besonders an deren hinter der HARDER'schen Drüse gelegenen sogenannten obern oder gelblichen Partie; wenigstens war an den mir zur Verfügung stehenden 2 ausgewachsenen Exemplaren (*Rhinophis trevelyanus* und *Rhinophis planiceps*) eine relativ viel schwächere Ausbildung dieses Drüsenabschnittes zu konstatieren als bei jüngern Stadien. Offenkundig steht das außerordentliche Wachstum der HARDER'schen Drüse im Zusammenhang mit der Degeneration des Auges, sei es nun, daß durch das Schwinden des Auges zu einer sekundären Vergrößerung der Drüse Platz geschaffen wird, oder sei es, daß sich die Drüse so mächtig entwickelt, daß das Auge in seiner Entwicklung gehindert wird und daher degenerieren muß.

Auf Schnitten unterscheidet sich die HARDER'sche Drüse deutlich von allen übrigen durch ihre dunkle Färbung. Die Drüsen-schläuche sind sehr dicht aneinander gelagert. Bindegewebe fehlt fast gänzlich. Die Zellen des Drüsenepithels sind groß, nicht sehr deutlich konturiert und von einem stark färbbaren, feingekörnten Protoplasma erfüllt. Die dunkeln Kerne sind flach und der Zellbasis dicht angelagert. Ihr Secret ist zweifellos seröser Natur. Die Lumina der Schläuche sind eng. Letztere sind so angeordnet, daß sich ihre Lumina gegen den vordern Augenwinkel öffnen. Hier vereinigen sie sich zu einem gemeinsamen Ausführgang, der, wie BORN für *Tropidonotus natrix* nachgewiesen und KOHL für die Typhlopiden bestätigt hat, aus dem Tränennasenkanal entstanden ist. Sein Verlauf ist bei *Rhinophis planiceps* und *Rhinophis trevelyanus* folgender: Von seinem Ursprung, dem vordern Augenwinkel, aus zieht er sich dem Präfrontale entlang nach vorn, begibt sich an die Unterseite desselben und tritt in einen vom Präfrontale, Palatinum und Maxillare umschlossenen Kanal. Hier läuft er der Außenseite des Nasenmuschelknorpels entlang, oberhalb des Ram. ophthal. Vor Beginn des JACOBSON'schen Organs tritt er dicht an den untern distalen Rand der Nasenhöhle heran, vom Riechepithel nur durch eine Binde-

gewebsschicht getrennt, und läuft in der Lücke zwischen dem distalen Vomerfortsatz und dem Präfrontale. Unter dem JACOBSON'schen Organ biegt er nach innen um und zieht in medialer Richtung unter dem Vomer durch. Nahe der Mittellinie, wo er dem Ausführungsgang der Drüse der andern Seite begegnet, wendet er sich wieder nach vorn, steigt schräg abwärts und mündet endlich von der proximalen Seite her in den Ausführungsgang des JACOBSON'schen Organs kurz vor dessen Mündung in die Rachenhöhle. Während nun der Verlauf des Ausführungsganges mit demjenigen der Ringelnatter übereinstimmt, weicht er von jenem der Typhlopiden (37) insofern ab, als sich bei diesen der Ausführungsgang der HARDER'schen Drüse nicht mit dem des JACOBSON'schen Organs vereinigt, sondern getrennt von diesem in die Mundhöhle führt. Aus obigem ist ersichtlich, daß die HARDER'sche Drüse von *Rhinophis* wie bei den Schlangen im allgemeinen nur morphologisch als Augendrüse gedeutet werden kann, physiologisch steht sie im Dienste des Digestionsapparats.

6. Glandulae sublinguales anteriores.

Für die vordern Unterzungendrüsen liegen auch bei *Rhinophis* die Verhältnisse so, wie sie von REICHEL für *Tropidonotus natrix* geschildert werden. Links und rechts von der Medianlinie, durch einen weiten Lymphraum voneinander getrennt, sehen wir im vordersten Abschnitte des Unterkiefers, dicht unter der Mundschleimhaut, 2 birnförmige Körperchen, deren zugespitzte Enden nach oben gegen die Mittellinie gerichtet sind und deren verbreiterte Teile nach unten und außen sehen. Die Ausführungsgänge — ich zählte an Frontalschnitten jederseits 4 — sind sehr kurz und führen direkt nach oben. Sie münden dicht hintereinander in 2 muschelartigen Vertiefungen der Mundschleimhaut, die vor der Zungenscheide liegen und 2 Rinnen bilden, in welcher die Zungenspitzen vor- und rückwärts gleiten können.

Die einzelne Drüse unterscheidet sich von den Lippendrüsen nur durch ihr kompakteres Aussehen, ist jedoch deutlich als Drüse erkennbar. In der Beschaffenheit des Drüsenepithels stimmt sie mit den Kieferdrüsen überein. Sie ist in eine dichte Bindegeweshülle eingeschlossen. Um deren hintern Teil legt sich wie bei der Natter ein ringförmiger Muskel. Ein anderer Muskel entspringt an ihrer Außen- und Unterseite, läuft nach vorn und inseriert am Dentale.

7. Glandulae linguales posteriores.

Von den hintern Unterzungendrüssen finden wir während des Embryonallebens wohl noch Spuren, aber sie kommen nicht mehr zur Entwicklung.

An jungen Stadien von 5—6 cm Länge findet man an der Stelle, wo sich die Zunge von dem Boden der Mundhöhle ablöst, eine wulstartige Verdickung der Mundschleimhaut, und man erhält den Eindruck, als ob sich in diesem Unterzungenwulste einzelne Drüsenschläuche differenzieren wollten. Diese Epithelanschwellung verschwindet aber später wieder, und es kann beim ausgewachsenen Tiere in der hintern Zungengegend kein drüsenartiges Organ mehr nachgewiesen werden. Die Rhinophiden unterscheiden sich also von den übrigen Schlangen durch das Fehlen der Unterzungendrüssen, die bei jenen, soweit bekannt, allgemein zu kräftiger Entfaltung kommen.

8. Zusammenfassung und Vergleichung mit den Mundhöhlendrüssen von *Tropidonotus natrix*.

Ich beschränke mich auf eine Vergleichung von *Tropidonotus natrix*, weil die Mundhöhlendrüssen dieser Form wohl die bestuntersuchten und die bestbekannten dieses ganzen Reptilienstammes sein dürften. Da ich schon bei der Beschreibung der einzelnen Drüsen auf Gleichheit oder Ungleichheit mit der entsprechenden Drüse der Ringelnatter hingewiesen habe, so kann ich mich hier kurz fassen.

Die Mundhöhlendrüssen sind bei *Rhinophis* nach demselben Schema angelegt wie diejenigen von *Tropidonotus natrix* und erfahren hier wie dort eine reiche Entfaltung und weitgehende Differenzierung. Sie unterscheiden sich dagegen von diesen in folgender Weise:

1. Alle vorhandenen Drüsen der Mundhöhle sind paarig angelegt, während unpaare Drüsen, wie sie *Tropidonotus natrix* besitzt, fehlen. So sind also bei den Rhinophiden die Schnauzendrüse im Oberkiefer und das von den beiden Ästen der Unterkieferdrüse deutlich abgesetzte Mittelstück nicht vorhanden. Ebenso fehlen die hintern Unterzungendrüssen. Bei *Tropidonotus natrix* dagegen treffen wir eine dreieckige Schnauzendrüse, ein unpaares Verbindungsstück der Unterkieferdrüsen und ein mediangelegenes Drüsenpolster,

welches aus den paarig angelegten hintern Unterzungendrüsen hervorgeht.

2. Die hintere (gelbliche) Partie der Oberkieferdrüse mündet mit 2 parallelen Ausführgängen an der Lippencommissur nach außen in die Mundspalte und charakterisiert sich dadurch viel schärfer als besondere Drüse, als dies bei *Tropidonotus natrix* der Fall ist, wo sie in der Gegend der letzten Maxillarzähne in eine außerhalb der Zahnreihe gelegene Falte der Mundschleimhaut mündet.

3. Das Epithel des vordern Nasenganges bildet innerhalb der knorpligen Nasenkapsel eine äußerst eigentümliche, drüsenartige Aussackung, die als *Glandula nasalis medialis* oder als *Glandula internasalis* zu bezeichnen ist, eine Bildung, für die bei den gewöhnlichen Schlangen kein Analogon gefunden wird.

4. Die HARDER'sche Drüse schwillt mächtig an und erfüllt den ganzen Orbitalraum; Hand in Hand damit geht eine zunehmende Rückbildung des Auges.

5. Die laterale oder äußere Nasendrüse mündet im Gegensatz zur Ringelnatter nicht direkt in den vordern Nasengang, sondern in die als mediale Nasendrüse angeführte Ausstülpung des vordern Nasenganges.

6. Die *Glandulae linguales posteriores*, bei *Tropidonotus natrix* sehr gut ausgebildet und zu einem mittlern Polster verwachsen, sind bei *Rhinophis* der Degeneration anheimgefallen. Sie werden zwar noch embryonal angedeutet, verschwinden aber mit zunehmendem Alter völlig.

V. Die Augen von *Rhinophis planiceps*.

Für die Untersuchung der Augen lagen mir 3 verschiedene Stadien der Entwicklung vor:

1. Junges Stadium, Länge 4 cm (Cranium chondrös).
2. Etwas älteres Stadium, Länge 7,5 cm (Cranium verknöchert).
3. Ausgewachsenes Tier, *Rhinophis trevelyanus*, Länge ca. 25 cm.

1. Jüngstes Stadium (Fig. 10).

Lage und äußere Verhältnisse.

Die Augen liegen zu beiden Seiten des Kopfes in einer lateralen Einbuchtung des Schädels, wo die Hirnhöhle in die Nasenhöhle über-

geht. Der Bulbus beansprucht auf dieser Stufe den ganzen Raum zwischen Integument, Frontale und der hintern Nasenwand. Die häutige Kapsel (subcutanes Bindegewebe), welche später den ganzen Augapfel umhüllt, ist noch nicht differenziert. Die Sclera geht ohne scharfe Grenze in das umgebende Bindegewebe über. Die HARDER'sche Drüse, welche bei allen im Dunkeln lebenden Amphibien und Reptilien das Auge weit an Größe übertrifft, beginnt sich erst anzulegen. In dem hinter dem Bulbus gelegenen Bindegewebe treten einzelne Komplexe großer polygonaler Zellen auf, vereinigen sich zu Bündeln und Paketen, aus welchen später die Drüsenschläuche hervorgehen. Die Pigmentierung der äußern Augenhäute, auf den spätern Stadien so dicht, daß eine genaue Trennung von Sclera und Chorioidea sehr erschwert wird, ist schon recht beträchtlich.

Wie bei allen Schlangen, so wird auch bei *Rhinophis* das Sehorgan nach außen durch die Brille abgeschlossen, welche durch frühzeitige Verwachsung der beiden Lider entsteht. Bei vorliegendem Exemplare ist diese Verwachsung noch nicht völlig durchgeführt, sodaß der zwischen Integument und Bulbus gelegene Conjunctivalsack durch eine schmale Spalte mit der Außenwelt kommuniziert. Von der Conjunctiva und dem Integument begrenzt, bildet er ein bikonvexes Gewölbe, dessen Funktion wahrscheinlich darin besteht, das in der Tiefe gelegene Sehorgan vor Druck zu bewahren.

Ein Schnitt durch das Auge läßt alle die Häute und Schichten erkennen, die uns vom normalen Auge her geläufig sind. Auffällig an diesem offenbar degenerierenden Auge ist das fast vollständige Schwinden der Augenkammern, was dadurch veranlaßt wird, daß sich das Corpus ciliare mit der Iris einerseits, die Cornea andererseits dicht an die Linse anlegen; ferner die im Verhältnis zur Bulbusgröße enorm dicke Retina, wodurch wiederum eine weitgehende Reduktion des Corpus vitreum bedingt wird. Ein weiteres Merkmal solcher in Degeneration begriffener Augen ist die äußerst starke Pigmentation der Tunica externa und der Tunica media.

Der Durchmesser des Bulbus beträgt 0,666 mm. Die Augenmuskeln beginnen sich zu differenzieren.

Die äußern Augenhäute.

Die Sclera mißt 0,008 mm. Ihr Verhältnis zum Bulbusdurchmesser beträgt somit 1 : 83,25. Bei *Typhlops vermicularis*

ist das Verhältnis 1:84,6 und bei *Tropidonotus natrix* 1:39,9 (37). Die Sclera besteht aus enggeschichteten konzentrischen Fasern und geht ziemlich unvermittelt in die groben Fasern des subcutanen Gewebes über. An ihrer distalen Fläche geht sie über in die Cornea.

Die Cornea überzieht in gleichbleibender Dicke (0,004 mm) die distale Augenfläche und geht, ohne sich merklich zu verbreitern und ohne einen Cornealfalz zu bilden, in die Sclera über. Außer einem äußerst feinen homogenen Streifen, der Basalmembran (*Membrana descemetii*), erkennt man eine aus dünnen Fasern bestehende Substantia propria. Der SCHLEMM'sche Kanal ist deutlich wahrzunehmen. An der Übergangsstelle der Cornea in die Scleralfasern inseriert die Conjunctiva. Diese besteht aus einer Schicht kubischer Zellen und umschließt den Conjunctivalsack. Am Fornix nehmen die Zellen eine drüsige Beschaffenheit an. Diese kleinen Drüsen werden von den Autoren als Tränendrüsen gedeutet (39).

Die Chorioidea läßt sich nicht scharf von der Sclera trennen. Sie ist reich an Gefäßen. Auf der Innenseite ist sie von der Pigmentschicht der Retina ausgekleidet. Im Hintergrunde des Auges schiebt sich zwischen Chorioidea und Sclera eine dünne, helle Schicht ein, welche teilweise aus der Opticusscheide hervorgeht. An ihrem distalen Ende bildet die Chorioidea den schwach entwickelten Ciliarkörper, welcher sich gegen die Linse in eine kurze Iris fortsetzt. Sowohl das Corpus ciliare als auch die Iris besitzen eine retinale Auskleidung. Die Pars ciliaris retinae und die Pars iridica übertreffen die Chorioidea bei weitem an Mächtigkeit. Im Iriswinkel differenziert sich der Ciliarmuskel in Form kurzer Fasern.

Retina.

Die Retina erreicht einen Durchmesser von 0,083 mm und behält diese Dicke bis zum Übergang in die Pars ciliaris ziemlich unverändert bei. Zur Augentiefe verhält sie sich wie 1:8,024 (bei *Tropidonotus natrix* 1:19,1; bei *Typhlops vermicularis* 1:5,36). An der Ora serrata geht sie plötzlich in das sehr hohe Cylinderepithel der Pars ciliaris über und endet in der dicht pigmentierten Pars iridica. Fovea centralis und Area sind nicht vorhanden.

Die Opticusfaserschicht ist äußerst schwach differenziert und nur im Augenhintergrunde in der nächsten Umgebung des Sehnerv-eintrittes als sehr dünne Schicht erkennbar.

Die Opticuganglienschicht erreicht einen Durchmesser von 0,008 mm (ist doppelt so stark wie beim erwachsenen Tier). Die einzelnen Ganglien stehen sehr weit voneinander ab und sind zu Gruppen von 3—4 Zellen vereinigt. Diese Gruppen werden durch die MÜLLER'schen Fasern voneinander getrennt. Die radial verlaufenden Stützfaseren gehen, ohne eine konisch verbreiterte Basis zu bilden und ohne den Eindruck einer Membrana limitans interna zu erwecken, durch Aufsplitterung und Verästelung über in das Faserwerk des Corpus vitreum. Die Ganglienzellen sind von rundlicher Gestalt. Meistens senden sie einen dünnen Fortsatz nach der nach außen liegenden reticulierten Schicht, in deren Gewebe er verschwindet.

Die innere reticulierte Schicht mißt 0,028 mm, erscheint auf diesem Stadium der Entwicklung noch nicht als kompakte Masse, sondern besteht aus einer lockern Schicht von konzentrischen Streifen. Da und dort sind einzelne große Ganglienzellen eingelagert, welche jedenfalls mit den Zellen der beiden benachbarten Schichten in leitender Verbindung stehen.

Die innere Körnerschicht mißt 0,040 mm und weist von allen Schichten die größte Mächtigkeit auf. An ihr kann unterschieden werden:

1. Zunächst der Reticulata interna eine einfache Schicht von Ganglienzellen, welche ihre Fortsätze nach der letztern hinsenden.

2. Hierauf folgt eine aus 2—3 Lagen bestehende Schicht, deren rundliche Zellen (KOHLE, 37) als ganglienartige Zellen aufzufassen sind.

3. Hieran schließt sich die Schicht der Stützzellen mit großen, blassen Kernen.

4. Endlich kommen wieder 1—2 Lagen großer Ganglienzellen. Über den Zusammenhang der einzelnen Unterabteilungen dieser Schicht gilt sehr wahrscheinlich dasselbe, was C. KOHL für *Typhlops vermicularis* beschrieben hat (37).

Die äußere reticulierte Schicht mißt nur 0,004 mm und ist nicht deutlich ausgeprägt.

Die Schicht der eigentlichen Sehelemente mißt 0,008 mm und imponiert als eine doppelte Reihe großer runder Zellen. Von den Zapfen ist nichts oder doch nur wenig zu sehen. Sie erscheinen alsdann in Form von flachen oder rundlichen Kappen, welche den Kornzellen aufsitzen. Ob die Zapfen auf

diesem Stadium erst im Entstehen begriffen sind oder ob in meinen Präparaten eine außerordentlich starke Schrumpfung vorliegt, kann ich nicht entscheiden.

Linse.

Die Linse ist nahezu kuglig. Ihr Durchmesser beträgt 0,216 mm, verhält sich also zum Bulbusdurchmesser wie 1:3,05. Distal wird sie durch die Cornea begrenzt, proximal durch die Membrana hyaloidea. Sie ist in eine aus flachen Zellen bestehende Linsenkapsel eingeschlossen, an welcher das Aufhängeband befestigt ist. Der vordere Rand der Linse wird durch ein wenig deutliches flaches Epithel gebildet. Nach hinten läuft es in dicke, prismatische, konzentrisch geschichtete Fasern aus. Nach innen folgt eine Schicht feinerer Fasern, welche auf der proximalen Fläche Kerne aufweisen, während die distale kernlos ist. Den zentralen Teil der Linsenkugel erfüllt eine polygonal gefelderte Masse mit großen Kernen, wahrscheinlich die Querschnitte horizontal gerichteter Fasern. Zwischen Linsenepithel und Linsenfasern findet sich kein Spalt-raum (Linsenhöhle).

Corpus vitreum.

Der vordere Teil des gutentwickelten Corpus vitreum stellt ein lockeres Gerüstwerk kurzer Fasern dar. Es enthält größere und kleinere Kerne, welche der Gerüstwand teils an-, teils eingelagert sind (Leucocyten, VIRCHOW). Gegen die Linse hin wird es durch eine scharf konturierte Membran, die Membrana hyaloidea, abgeschlossen. Gegen den Hintergrund nehmen die der Retina zunächst liegenden Fasern eine radiäre Richtung an und verschwinden zwischen den Zellen der Opticusganglienschicht, d. h. sie gehen in die MÜLLER'schen Fasern über. Hinter der Linse, im Bereiche der Arteria centralis, verliert das Glaskörpergewebe sein gerüstartiges Aussehen und löst sich in ein granuliertes Gerinnsel auf.

Der Glaskörperraum wird der Länge nach von den Ästen der Arteria centralis durchzogen. Für den Verlauf dieses Gefäßes ergibt sich aus der Rekonstruktion der einzelnen Schnitte folgendes Gesamtbild: Am Grunde des Augenbeckers, an der Durchtrittsstelle des Opticus, dringt die Arteria centralis in den Glaskörperraum ein und erweitert sich zu einem scheibenförmigen Gebilde. Dann teilt sie sich in 2 Äste, von denen der eine dorsal, der andere ventral

den Glaskörper durchzieht, da und dort ein kleines Ästchen abgebend und unter sich anastomosierend. In der Membrana hyaloidea angelangt, verzweigen sie sich und umspinnen die proximale Fläche der Linse mit einem körbchenartigen Netzwerk (vgl. VIRCHOW, Gefäße des Glaskörpers, 76). Die rundliche Erweiterung der Arteria centralis stellt das Polster dar, das bei allen Schlangen im Embryonal-leben beobachtet wird, später allerdings verschwindet und das dem Zapfen der übrigen Reptilien und Amphibien homolog ist (HULKE, bei *Boa* und *Vipera*; VIRCHOW, bei *Coluber* etc.). An einem andern etwa gleichaltrigen Objekte findet sich diese Erweiterung der Arteria centralis in Form eines eigentlichen Zapfens. VIRCHOW gibt an, daß innerhalb derselben Art individuelle Schwankungen vorkommen können. Diese Beobachtung bestätigt sich demnach auch bei den Rhinophiden. Der Zapfen zeigt kleine Öffnungen (Gefäßdurchschnitte) und besteht aus faserigem Bindegewebe. Die Arteria centralis ist von perivaskulärem Gewebe begleitet, welches an gewissen Stellen eine ziemliche Mächtigkeit erlangt.

Nervus opticus.

Nach der Kreuzung der Opticusbahnen innerhalb des Chiasma treten die Sehnervenfasern durch das Foramen opticum, welches vorn von dem tief nach unten greifenden Frontale, hinten vom Parietale und basal durch die knorpelige Trabekelspange begrenzt wird, hindurch und dringen von unten her in den Bulbus ein. Beim Durchtritt durch die Lamina cribrosa sclerae kreuzen sich die Opticusfasern zum zweitenmal und ziehen dann, nach allen Richtungen ausstrahlend zu den zunächst liegenden Zellen der Opticus-ganglienschicht. Der Opticus ist in eine dicke Nervenscheide eingehüllt, welche sich bei seinem Eintritt in das Auge in einen duralen und einen pialen Teil spaltet. Die Bindegewebsfasern der Duralscheide gehen in die äußern Fasern der Sclera über. Ein Teil der pialen Scheidenfasern verbinden sich mit den Fasern der unpigmentierten Mittellamelle der Chorioidea, während ein anderer Teil die Nervenfasern begleitet und mit diesen in die Retina eindringt, um in der innern Körnerschicht zu verschwinden.

2. Älteres Stadium (Fig. 11).

Lage und allgemeine Verhältnisse.

Der Bulbus ist von der Schädelwand weggerückt worden; die HARDER'sche Drüse hat sich vergrößert und erfüllt den Raum zwischen Schädelwand und Bulbus, letztern auf seiner proximalen und caudalen Fläche umschließend. Sie übertrifft den Bulbus schon beträchtlich an Größe. Der Bulbus hat noch völlig kuglige Gestalt. Die Sclera ist nur noch in der vordern Augengegend, an der Conjunctiva, mit dem umgebenden Gewebe in Zusammenhang; im übrigen ist sie von einem weiten Lymphraum umgeben. Die Augenmuskeln, besonders die geraden, sind gut ausgebildet.

Augenmuskulatur.

Auf diesem Entwicklungsstadium sind die Augenmuskeln deutlich differenziert und bestehen aus 4 *Musc. recti* und aus 2 *Musc. obliqui*. Die Stellung der geraden Augenmuskeln ist keine regelmäßige, sondern alle Muskeln sind caudalwärts verschoben. Diese Verschiebung wird durch die schräg nach vorn und oben gerichtete Stellung der Augenachse bewirkt. Dadurch wird der *Musc. rect. internus* an die Stelle des *Musc. rect. superius* geschoben. Der *Musc. rect. inferius* behält annähernd seine Lage als tiefstliegender Muskel bei, rückt aber weiter nach hinten. Der *Musc. rect. superius* verschiebt sich ebenfalls caudalwärts und nähert sich dadurch dem *Musc. rect. externus*, welcher seine ursprüngliche Stellung beibehält.

Die geraden Muskeln inserieren in der Umgebung des Foramen opticum und durchziehen als Begleiter des Sehnerven die HARDER'sche Drüse. Die Insertionen der *Musc. obliqui* sind schwer festzustellen, da sich ihre dünnen Sehnen in dem dichten Gewebe der HARDER'schen Drüse verlieren.

Die Bulbuslänge beträgt 0,366 mm. Die äußern Augenhäute weisen eine Gesamtdicke von 0,012 mm auf.

Sclera.

Die Dicke der Sclera beträgt 0,007 mm und verhält sich zum Bulbusdurchmesser wie 1:52,5. Sie ist stark pigmentiert bis zur Irisgegend, wo sie in die farblose Cornea übergeht. Im Iriswinkel

erkennt man den Ansatz der Irismuskulatur in Form eines dreieckigen Feldes feiner Fasern. Hinter derselben öffnet sich der SCHLEMM'sche Kanal. An dessen innerer (proximaler) Wandung differenziert sich ein feines blasses Gewebe, das als FONTANA'scher Raum (KOPFSCH) in Anspruch genommen wird. Am äußern Rande der dicht pigmentierten Sclera erkennt man eine dünne, farblose Zone, in welche am Hintergrunde des Auges die Fasern der duralen Opticusscheide übergehen. Auch inserieren an ihr die Bewegungsmuskeln des Auges. Außerdem gehen von ihr einzelne zum Teil pigmentierte Fasern in das extrabulbare Gewebe über.

Zwischen Sclera und Chorioidea schiebt sich eine dünne Lamelle feiner teilweise aus der Pialscheide des Opticus hervorgehender Fasern ein. Sie ist frei von Pigment und verschwindet allmählich in der distalen Augenfläche.

Chorioidea.

Die Chorioidea ist sehr dicht pigmentiert und reich an Gefäßen. Auf Schnitten zeigt sie sich reich an runden Öffnungen. Distal verbreitert sie sich zum Ciliarkörper, der deutliche Strahlen gegen die Linse sendet. Er wird von der Pars ciliaris retinae umkleidet, die aus sehr hohen Epithelzellen besteht. Sie endigt in der Iris, welche sehr kurz und ebenfalls von dichtem Pigment erfüllt ist, so daß an Schnitten nur eine Pars chorioidalis und eine Pars retinalis unterschieden werden kann.

Auf der Innenseite ist die Chorioidea von dem Pigmentepithel der Retina ausgekleidet. Sie besteht aus einer flachen Schicht großer, dreieckiger Zellen, welche mit der Zapfenschicht durch Fortsätze in Verbindung steht. In den Zwischenräumen finden sich feine abgerissene Fasern.

Linse.

Der Durchmesser der Linse beträgt 0,117 mm. verhält sich also zur Augentiefe wie 1:3,128. Sie ist von kugliger Gestalt, an der vordern Fläche von einem sehr flachen Epithel umgeben. Auf der Rückseite findet man mächtige konzentrische Fasern. Der Zentralkörper bildet eine scheinbar polygonal gefelderte Masse. Kerne treten hauptsächlich in den proximal gelegenen Fasern auf. Die Linsenkapsel ist wohl ausgebildet.

Glaskörper.

Das Corpus vitreum ist sehr zusammengeschrumpft. Es verbreitert sich vom Eintritt in die Arteria centralis trichterförmig gegen die Linse hin. Die Fasern sind radiär gestellt und durchziehen, am perivaskulären Gewebe der Arteria centralis ihren Ursprung nehmend, den Glaskörperraum und verschwinden endlich zwischen den Zellen der Opticusganglienschicht. Die Arteria centralis ist auf einen diametral verlaufenden Gefäßstamm reduziert. Ein Zapfen oder eine polsterartige Erhöhung ist nicht mehr nachzuweisen.

Einzelne Ganglien der Ganglienzellschicht dringen weit in den Glaskörperraum vor. Ich erkläre mir diese Erscheinung dadurch, daß eben eine Membrana limitans interna nicht vorhanden ist.

Retina.

Die Retina besitzt eine Gesamtdicke von 0,140 mm und verhält sich zur Augentiefe wie 1:2,614. Sie umkleidet in ungefähr gleichbleibender Dicke die Augenwand. An der Ora serata geht sie plötzlich in das hohe Cyliinderepithel der Pars ciliaris über. Die Zellen der letztern sind frei von Pigment. In der ebenfalls aus hohen Zellen bestehenden Pars iridica retinae erfüllt sie sich mit braunem Pigment und legt sich dicht an die Linse an.

Die Opticusfaserschicht ist sehr schwach ausgebildet.

Die Opticusganglienschicht ist meist doppelreihig, an einzelnen Stellen dreischichtig. Ihre Dicke beträgt 0,0112 mm und ihr Verhältnis zur Augentiefe ist 1:30,50. An ihren Zellen können sowohl distal wie proximal kurze Fortsätze unterschieden werden.

Die innere reticulirte Schicht mißt 0,052 mm. Ihr Verhältnis zur Augentiefe ist 1:7,038. Sie bildet eine granulirte Schicht von homogenem Aussehen. In ihr treten ganz vereinzelt Zwischenganglien auf.

Die innere Körnerschicht mißt 0,48 mm. Ihr Verhältnis zur Augentiefe ist somit 1:7,625. An ihr treten besonders deutlich die Randschichten hervor, welche aus runden Ganglienzellen bestehen. In ihrem Innern befindet sich eine doppelte bis dreifache Lage von ganglienartigen Zellen. Sie bestehen aus großen, runden Körnern

ohne wahrnehmbare Fortsätze. Gegen den äußern Rand folgt eine Zone von Stützzellen, große blasse Gebilde mit ebenfalls großem Kern. Diese Stützzellen sind teilweise den MÜLLER'schen Fasern angelagert, teilweise sind sie eingestreut zwischen die nervösen Zellen der äußern Schichten.

Die *Reticulata externa* mißt nur 0,008 mm und verhält sich zur Bulbustiefe wie 1:45,7. Sie ist gegen die benachbarten Schichten deutlich abgegrenzt. Da und dort sind größere Zellen eingelagert.

Körner- und Zapfenschicht messen zusammen 0,020 mm. Erstere besteht aus 2 Reihen großer, runder Kornzellen (Kohl), von denen je 1 der innern Reihe zwischen 2 Zellen der äußern Reihe liegt. An jedem Korn befindet sich ein feiner Stiel, welcher sich an seinem freien Ende zu einem ellipsoiden Zapfen erweitert. Jeder Zapfen besteht aus einem mit dunkeln Inhalt erfüllten Mittelgliede und spitzt sich nach außen in ein konisches Endglied mit feinem plasmatischem Inhalt zu.

Nervus opticus.

Für den Sehnerven gilt dasselbe, was oben bei Stadium 1 über ihn gesagt wurde.

3. Erwachsenes Stadium (Fig. 12).

Lage und Gestalt des Auges.

Die Augen liegen über der Mundspalte, von dem durchscheinenden Scutum oculare bedeckt. Die Linse ist als ein weißes, von einem schwarzen Ring umgebenes Pünktchen sichtbar. Die mikroskopische Präparation ergibt, daß eine Orbita nicht vorhanden ist. Die Augen sind in die HARDER'sche Drüse eingebettet. Letztere übertrifft den Bulbusinhalt um das fünf- bis sechsfache seiner Größe. Die Form des Augapfels erleidet erhebliche Veränderungen. Ursprünglich kuglig angelegt, wird er beim ausgewachsenen Tiere zu einem birnförmigen Körper, dessen breite, schwach konvexe Basis nach außen gerichtet ist und dessen Stiel durch den Opticus gebildet wird. Die Augenmuskeln sind vorhanden. Sie inserieren einerseits am Foramen opticum, andererseits an dem stark zusammengepreßten proximalen Ende des Bulbus.

Die Brille, welche das Auge von der Außenwelt scheidet, ist

außerordentlich dick, obgleich ihr Durchmesser auf etwa ein Drittel der übrigen Dicke des Ocularschildes herabsinkt.

Äußere Augenhäute.

Die äußern Hüllen des Bulbus sind ziemlich gut ausgebildet und messen ca. 0,008 mm. Ihre Pigmentation ist aber so dicht, daß ihre Unterabteilungen nur undeutlich unterschieden werden können. Es lassen sich folgende 3 Schichten erkennen.

Die Sclera ist mit Ausnahme ihrer vordern Fläche, wo sie in die dünne Cornea übergeht, mit dichtem dunkelbraunem Pigment erfüllt. Einzelne zum Teil mit Farbzellen versehene Fasern vereinigen sich mit dem umgebenden Bindegewebe und fixieren den Bulbus in seiner Lage. Oberhalb der Abgangsstelle der Iris befindet sich der SCHLEMM'sche Kanal.

Die Cornea besteht, wie bei den Typhlopiden (KOHL), aus einer Substantia propria und der Membrana Descemetii. Erstere differenziert sich aus enggeschichteten, ziemlich derben Fasern mit schmalen Kernen, während letztere ein feines, dunkelgefärbtes homogenes Band darstellt. Am Iriswinkel entwickelt sich der Musculus ciliaris in Form eines dreieckigen Faserbündels.

Die Mittellamelle besteht aus einer schmalen, pigmentlosen Schicht, in welche im Hintergrunde des Auges die Fasern der pialen Opticusscheide übergehen.

Die Chorioidea ist von undurchdringlichem Pigment erfüllt. Mit ihr ist die Pigmentschicht der Retina eng verbunden. Zwischen den großen Zellen derselben treten die Ansätze der MÜLLER'schen Fasern als helle, radiär gestellte Streifen hervor. An ihrem distalen Ende bildet die Chorioidea den schwach entwickelten Ciliarkörper und einen kurzen Irisfortsatz, der aber die vordere Fläche der Linse nicht mehr erreicht.

Der Nervus opticus zeigt dasselbe Verhalten wie auf den jüngern Stadien.

Linse.

Die Linse ist von kugliger Gestalt und setzt sich aus dicken, kernlosen Fasern zusammen, die konzentrisch übereinander gelagert sind. Sie wird von einer Linsenkapsel umschlossen. Diese besteht auf ihrer distalen Fläche aus abgeplatteten, nicht deutlich umschriebenen Zellen, auf der proximalen Fläche dagegen aus läng-

lichen Zellen mit radiär gestellten Kernen. Ein zentraler Hohlraum fehlt.

Glaskörper.

Der Glaskörper ist auf eine sehr enge Spalte zusammengesunken, sodaß sich die Hälften der Ganglienschicht beinahe berühren. Längs der Ganglienzellenschicht läuft ein feiner Kontur, der vielleicht als Basalmembran der MÜLLER'schen Fasern (*Membrana limitans interna*) gelten kann.

Das Schwinden des *Corpus vitreum* wird möglicherweise durch starke Einwucherung der Retina und durch die Kompression von Seiten der HARDER'schen Drüse bedingt.

Retina.

Die Retina ist mächtig entwickelt und erfüllt den Glaskörperraum hinter der Linse bis auf einen schmalen, zentral gelegenen Kanal, in welchem die verkümmerte *Arteria centralis* eingebettet ist. Die Retina ist nicht an allen Stellen gleichdick. Es mag dies teilweise auf postmortale Schrumpfung zurückzuführen sein; andererseits aber steht die ungleiche Dicke der Retina ohne Zweifel mit dem mächtigen Anschwellen der HARDER'schen Drüse in Zusammenhang. An der *Ora serrata* geht sie unvermittelt in hohes Epithel über (*Pars ciliaris* und *Pars iridica*) und legt sich eng an die Linse an. Ihre Gesamtdicke von 0,080 mm verhält sich zur Augentiefe wie 1:5,825.

Die Opticusfaserschicht fehlt fast gänzlich, nur am Eintritt des Opticus sind einige kurze Fasern sichtbar.

Die Dicke der Opticusganglienzellenschicht beträgt 0,004 mm. Sie wird durch eine einfache Lage großer, abgeplatteter Zellen gebildet, welche ziemlich gedrängt beieinander stehen. Fortsätze sind an denselben nicht zu erkennen.

Die innere reticulierte Schicht ist am stärksten entwickelt und mißt 0,024 mm. Sie stellt eine dichte, fein granulierte Masse von homogenem Aussehen dar. Ganz vereinzelt treten Zwischenganglien auf.

Die innere Körnerschicht mißt 0,020 mm. Sie kommt am vorliegenden Objekt nicht weiter in Unterabteilungen getrennt werden. Jedenfalls zeigt sie dieselben Verhältnisse wie die jüngern Stadien.

Die äußere reticulirte Schicht zeigt an gewissen Stellen eine Dicke von 0,012 mm, also geradezu die Hälfte der Reticulata interna. Es ist dieses Verhalten um so auffallender, als gerade diese Schicht auf den jugendlichen Stadien am schwächsten ausgebildet ist. Auch gibt C. KOHL (37) für *Typhlops vermicularis* eine Dicke der äußern reticulirten Schicht von nur 0,002 mm an und nach C. EIGENMANN (13) fehlt sie bei *Typhlotriton* ganz. Sie fehlt ebenfalls bei *Typhlops lumbricalis* nach EFFA FUNK MUSHE (58).

Die äußersten Schichten der Retina messen 0,008 und 0,012. Ob die beiden Schichten durch einen Margo limitans externus getrennt sind, vermag ich nicht anzugeben; auf keinem Präparat konnte ein solcher mit Sicherheit nachgewiesen werden. Die Kornzellen sind wiederum in 2 Lagen angeordnet, sodaß je 1 Korn der tiefern Schicht zwischen 2 Körner der oberflächlichen Schicht tritt. Die Zapfenschicht ist auffallend mächtig und erreicht nahezu ein Viertel der gesamten Retinadicke. Auf Schnitten erwecken die Zapfen den Eindruck von Stäbchen, ähnlich denjenigen, die EIGENMANN (13) für *Typhlotriton* und OSAWA für *Hatteria* abbildet. Stiel, Mittelglied und Endglied können nicht mehr unterschieden werden. Alle Stäbchen sind anscheinend gleichlang und reichen bis zum Tapetum nigrum. Sie sind von dichtem Protoplasma erfüllt. MÜLLER'sche Fasern und Stützzellen konnten an den vorliegenden dicken Schnitten nicht erkannt werden. Das Tapetum nigrum besteht aus großen dreieckigen Zellen, die dicht mit braunem, granuliertem Pigment erfüllt sind.

Verhältnis der Retinaschichten zur Augentiefe bei verschieden langen Tieren.

Die Retinaschichten verhalten sich in ihrer Stärke zur Augentiefe wie 1 : n	Körperlänge 45 mm Augentiefe 0,660 mm	Körperlänge 65 mm Augentiefe 0,366 mm
Gesamte Retina	8,024	2,571
Ganglienzellen + Opticusfaserschicht	832,500	30,500
Innere reticulirte Schicht	23,571	7,038
Innere Körnerschicht	16,666	7,625
Äußere reticulirte Schicht	166,550	45,750
Äußere Körner- + Zapfenschicht	832,500	18,300

Die Retinaschichten verhalten sich in ihrer Stärke zur Augentiefe wie 1 : n	Körperlänge 70 mm	Körperlänge 240 mm
	Augentiefe 0,366 mm	Augentiefe 0,465 mm
Gesamte Retina	2,751	5,825
Ganglienzellen + Opticusfaserschicht	91,500	114,000
Innere reticulirte Schicht	18,300	19,416
Innere Körnerschicht	5,809	23,300
Äußere reticulirte Schicht	30,038	38,833
Äußere Körner- + Zapfenschicht	7,038	23,300

VI. Der Schädel von *Rhinophis* (Fig. 13—16).

Die nachstehende Beschreibung des Schädels ergab sich aus der Untersuchung der makroskopisch präparierten Kopfskelete zweier junger Rhinophiden (*Rhin. plan.* und *Rhin. trev.*) von 6 und 7 cm Länge. Die Details suchte ich an Schnittserien durch verschiedene Köpfe gleich alter Tiere und an dem in 120facher Vergrößerung hergestellten Plattenmodell des Schädels eines 6 cm langen Exemplares festzustellen. Beim Studium des erwachsenen Schädels war ich auf Querschnittserien von *Rhinophis plan.* und *Rhinophis trev.* angewiesen.

Die Unterschiede zwischen dem jungen und dem alten Schädel sind so geringer Art, daß die Beschreibung der erwachsenen Form auch für die Jugendform paßt. Wo sich Abweichungen finden, soll im Text darauf aufmerksam gemacht werden.

Größe und Gestalt.

Die Gesamtlänge des Schädels einer 16 cm langen *Rhinophis planiceps*, gemessen von der Spitze des Rostrums bis zum Ende des Condylus occipitalis beträgt 5,6 mm und verhält sich demnach zur Gesamtlänge des Körpers wie 1:27. Die größte Breite wird am Hinterende des Kopfes erreicht, kurz vor dem Condylus occipitalis, und beträgt ca. 2,5 mm. Die Grundform des Schädels kommt der Kegelform sehr nahe. Abweichungen von dieser Form werden durch die Einsenkungen der Orbitae zu beiden Seiten der Stirnbeine, wo der Schädel außer der Schnauzenspitze den geringsten Breitedurchmesser besitzt (vgl. J. MÜLLER), und durch die Abplattung der Ventralfläche zur Schädelbasis bedingt.

Bei der Beschreibung der einzelnen Schädelemente mag die gebräuchliche Einteilung in Occipital-, Otische, Orbital- und Ethmoidal-region beibehalten werden.

1. Occipitalregion.

Die Occipitalregion bildet die hintere Fläche und einen Teil der Schädelbasis und besteht aus den 3 gewöhnlich auftretenden Knochen: dem Supraoccipitale, den beiden Exoccipitalia und dem Basioccipitale. Am schwächsten ist das Supraoccipitale entwickelt, kräftiger dagegen die Exoccipitalia. Sie umschließen die Nerven der Vagusgruppe und treten von hinten her mit der Gehörkapsel in Beziehung, an deren Aufbau sie sogar teilnehmen. Andererseits wachsen sie weit nach hinten aus und bilden im Vereine mit dem Basioccipitale den mächtigen Condylus occipitalis. Die stärkste Entfaltung erlangt das Basioccipitale. Wie schon aus der Abbildung MÜLLER's ersichtlich, bildet es einen vorn flachen, nach hinten sich verbreiternden, konkaven Knochen, der, in seiner Gesamtform einer flachen Wanne nicht unähnlich, seine größte Tiefe vor dem Condylus occipitalis aufweist, von da allmählich nach oben und vorn ansteigt, um endlich mit dem Hinterrande des Basisphenoides zu verschmelzen. Auf seinen niedrigen, dorsalwärts gerichteten Seitenrändern sitzen außer den Gehörkapseln vorn die Alisphenoides und hinten die Exoccipitalia auf. Kurz nachdem das Basioccipitale seine größte Breite erreicht hat, verengt es sich fast plötzlich zu einem schmalen, median nach rückwärts verlaufenden Fortsatz und bildet mit den ebenfalls nach hinten gerichteten Flügeln der Exoccipitalia den mächtigen

1. Tabelle.

Verhältnis der Schädellänge zur Körperlänge.

Art	Körperlänge	Schädellänge	Verhältnis
<i>Rhin. plan.</i>	5 cm	4,5 cm	1 : 10,6
" "	7	6,5	1 : 10,8
" "	16	5,9	1 : 27,1
<i>Rhin. brev.</i>	25	6,3	1 : 39,6

2. Tabelle.
Längenmaße des Schädels.

	<i>Rhin. trev.</i>	<i>Rhin. plan.</i>
Länge vom Occiput bis Schnauzenspitze		
ventral	6,0 mm	5,5 mm
dorsal	5,6	5,2
Breite beim Quadratum (Articulation des Unterkiefers)	1,9	2,0
Schnauzenspitze bis Oberkieferrand	0,5	0,4
Schnauzenspitze bis vorderer Choanenrand	2,3	1,9
Breite der Choane	0,8	0,7
Länge des einen Unterkieferastes	4,9	3,4
Supraoccipitale bis Rostrum	5,4	4,1
Länge des Supra- und Exoccipitale (median)	0,9	1,1
Länge des Parietale	1,2	1,3
" " Frontale	1,0	1,0
" " Nasale	0,8	0,8
" " Rostral	1,0	0,9
Entfernung der Orbitae	1,0	1,1
Breite an den Parietalia	1,8	1,9
" " Nasalia	0,9	1,0
" am Rostrale	0,2	0,2
Höhe des Schädels am Occiput	0,7	0,8
" " " an der Orbita	1,0	1,1

Condylus occipitalis. Dieser besteht aus einem von den genannten Knochen gebildeten Halse, der sich caudalwärts verschmälert. An diesen Hals setzt sich der rundliche, in der Querrichtung nur wenig verbreiterte Gelenkkopf an. Seine Gelenkfläche ist mit einer dicken Knorpelschicht überzogen.

Die Knochen der Occipitalregion sind nicht voneinander getrennt wie bei den übrigen Schlangen, sondern sie verschmelzen miteinander zu einem soliden Ring, der das Foramen magnum umschließt und übrigens die äußerst feste und kompakte Basis des Bohrkegels bildet, womit dieser eigentümliche Schlangenschädel wohl füglich verglichen werden kann. Über die Knochen der Occipitalregion mag im einzelnen noch folgendes gesagt werden:

Das Supraoccipitale ist ein kleiner, median gelegener Knochensplitter, eingekeilt zwischen die Exoccipitalia, die Epitotica und das Parietale principale. Somit nimmt es an der Bildung des Foramen occipitale keinen Anteil, sondern wird durch die Exoccipitalia von ihm abgedrängt. Mein Befund bestätigt die Ansicht PETERS', der, im Gegensatz zu J. MÜLLER, das Supraoccipitale von der Bildung des Foramen ausschließt. Vorn wird es vom

Parietale überlagert, seitlich und hinten verschmilzt es mit den otischen Knochen und dem mächtigen, durch die Exoccipitalia gebildeten dorsalen Bogen.

Die Exoccipitalia haben weitaus den Hauptanteil an der Bildung des Foramen; sie umgeben es fast gänzlich und lassen nur auf der Ventralseite eine Lücke für das Basioccipitale frei. Der Körper des Exoccipitale umschließt die Austrittsöffnung des Nervus vagus. Von dem Körper strahlen drei Fortsätze aus. Der eine zieht sich dorsalwärts der Rückwand der Gehirnkapsel entlang und begleitet dieselbe noch eine kurze Strecke weit nach vorn. Median stößt er mit dem entsprechenden Fortsatz des andern Exoccipitale zusammen. Der so entstandene Bogen verbreitert sich dachartig nach hinten und hat noch die größte Ähnlichkeit mit den dorsalen Wirbelbogen. Ein zweiter Fortsatz läuft lateral nach vorn und bildet mit dem Seitenrande des Basioccipitale die untere Grenze der Gehörkapsel. Der dritte Fortsatz endlich läuft auf der Innenseite des Basioccipitale nach hinten, trifft ebenfalls mit dem entsprechenden Fortsatz des andern Exoccipitale und mit demjenigen des Basioccipitale zusammen, und alle drei vereinigen sich zum *Condylus occipitalis*. Die Verschmelzung dieser Fortsätze, sowohl unter sich, als auch mit dem dem *Os petrosum* und dem *Occipitale basilare*, ist eine so innige, daß sich die Grenzen nicht mehr überall feststellen lassen.

Das Basioccipitale ist wohl der größte enchondrale Knochen des ganzen Neuralschädels. Es bildet den hintern breitesten Teil der Schädelbasis und hat die Form einer sich nach vorn verflachenden Wanne. Mit seinem flachen Vorderrande stößt es an das Basisphenoid und lateral an die Alisphenoide. Weiter hinten überragt es links und rechts den untern Teil der Gehörkapseln und bildet so den *Recessus scalae tympani*. An diese seitlich abstehenden Flügel schließen sich die nach vorn laufenden Fortsätze der Exoccipitalia an. Hinter der Gehörkapsel nimmt das bis dahin flache *Occipitale basilare* plötzlich an Breite ab, während der dorsoventrale Durchmesser zunimmt, und läuft in den *Condylus occipitalis* aus.

Der *Condylus occipitalis* besteht, wie bereits erwähnt, aus drei Knochenelementen: aus dem basalen Basioccipitalfortsatz und den lateralen Exoccipitalfortsätzen. Die *Chorda dorsalis* ist vollständig verschwunden. Der Anteil der ursprünglichen Elemente ist nicht mehr festzustellen. Der Querschnitt ist eine breite Halbmondform mit ventral gerichteter Konvexseite. Er besteht aus kompakter Knochenmasse, in deren Innern einzelne große Knochenkörperchen

zerstreut sind. Um die Knochenkörperchen herum lagert sich die übrige Knochensubstanz in auf dem Querschnitt mäandrischen Windungen. In seinem ventralen Teile verläuft ein schmaler Kanal, der sich nach hinten in mehrere Seitenkanäle auflöst. Weiter caudalwärts verliert der Condylus seine dorsale Konkavität und erhält einen mehr rundlichen Querschnitt mit dorsaler Abplattung. Der Gelenkkopf endlich zeigt kreisrunden Querschnitt und ist mit einer dicken Knorpelschicht überzogen. Im Gegensatz zu dem auch äußerlich dreiteiligen Gelenkkopf von *Tropidonotus natrix* und *Python* zeigt der Condylus von *Rhinophis* nur einen stumpfkegelförmigen Gelenkkopf. Da der Gelenkkopf in eine einfach konkave, nicht sehr tiefe Gelenkpfanne des zweiten Halswirbels eingreift, so darf auf eine weitgehende Drehbarkeit des Kopfes geschlossen werden.

Auf den jüngern Stadien zeigt ein Querschnitt durch den Condylus insofern ein anderes Bild, als sich in seinem Innern entsprechend dem dreifachen Ursprung des Condylus eine strenge Dreiteilung erkennen läßt.

2. Otische Region (Fig. 13 u. 15 caps. audit.).

Die Gehörkapseln sind steil aufgerichtet und durchziehen den Schädel in seiner ganzen Höhe. Sie haben die Form vierseitiger Pyramiden mit nach vorn und unten gerichteter Spitze. Seitwärts springen sie ungefähr ebensoviel in das Innere der Gehirnhöhle vor, als sie nach außen über die laterale Schädelwand hinausragen. Ihre Elemente (Pro-, Epi- und Opisthoticum) sind sowohl unter sich als auch mit den angrenzenden Knochen auf das Innigste verschmolzen. Die Gehörkapsel bildet somit ein einheitliches Os petrosum. Sie wird vorn vom Alisphenoid, unten vom Basioccipitale und dem vordern Fortsatz des Exoccipitale und oben hinten vom Supraoccipitale begrenzt. Der übrige dorsale Teil grenzt an das Parietale und wird von ihm noch etwas überlagert. Ihr rostrales Ende wird durch die zweite Öffnung des Trigeminus bezeichnet, während sie vor dem Vagusloch ihren caudalen Abschluß findet. Zwischen der äußern Wand der Gehörkapsel und dem Basi- resp. dem Exoccipitale befindet sich eine weite Öffnung, die Apertura recessus (HOFFMANN, 33). Diese führt zum Recessus scalae tympani und erweitert sich schließlich zum Foramen ovale.

Die keilförmig vorspringende Innenwand zeigt außer den

2 Löchern für den Acusticus (Ramus anterior und Ramus posterior) dorsal die Apertura aquaeductus vestibuli und unter dem Loche für den vordern Ast des Acusticus, dicht hinter der zweiten Trigemino-öffnung, den Austritt des Facialis.

Zur Vervollständigung der otischen Region mag hier des schallleitenden Apparats mit einigen Worten gedacht werden. Dieselben 2 Stücke, die sich im jugendlichen Stadium nachweisen lassen, werden auch hier wieder angetroffen, nämlich die Columella und die Stapedialplatte (Fig. 15 *col. st.*).

Die Columella, ein äußerst kurzes und feines Stäbchen, legt sich mit konkaver, verknorpelter Gelenkfläche an das caudale Ende des horizontalen Schenkels des Quadratum und zieht in leicht gekrümmtem Bogen etwas abwärts zu der Stapedialplatte, in deren hintern Teile sie eingefügt ist. Außer dem Gelenkende kann ein knorpeliger Teil nicht mehr erkannt werden.

Ein Stylo-hyale (PARKER, 55) kann im erwachsenen Zustande nicht mehr nachgewiesen werden, während es auf jüngern Stadien wenigstens noch angelegt wird. Es besteht in einem winzigen, runden Knöchelchen, welches zwischen das Quadratum und die Columella eingeklemmt ist.

Die Stapedialplatte ist von rundlich ovaler Form. Ihr Hinterrand ist ziemlich dick, ihr Vorderrand ist dünner. Sie beginnt vor und oberhalb des Foramen rotundum (Austritt der Vagusgruppe) und verschließt die Fenestra vestibuli. Ihre hintere verdickte Partie trägt eine Ausbucklung, deren Scheitel durch die Ansatzstelle der Columella gebildet wird. Ihre dem Labyrinth zugekehrte Seite ist konkav; die Platte hat somit die Form einer flachen Schale.

Auf sehr jungen Stadien besteht die Stapedialplatte und die die Columella aus Knorpel. Bei einem Exemplar von 4,5 cm Länge fand ich die Columella in die Stapedialplatte eingelassen und scharf gegen das Knorpelgewebe der Platte abgegrenzt. Auf etwas ältern Stadien (6—7 cm) konnte eine deutliche Grenze zwischen Columella und Platte nicht mehr konstatiert werden (vgl. MÖLLER, 52).

Die Grenzen der drei otischen Knochen, welche zusammen die Gehörkapsel bilden, können auf Horizontalschnitten durch den Schädel junger Tiere verhältnismäßig leicht verfolgt werden.

Das Prooticum legt sich an dem hintern obern Rand des Alisphenoids dicht über der Öffnung des zweiten Trigeminasastes. Oben wird es vom Parietale begrenzt, und außen wird es vom Quadratum überlagert. Es ist blasig aufgetrieben und umschließt

die vordere und mittlere Ampulle. In seiner dorsalen Partie verläuft der Can. semicirc. ant. und in der distalen, der Can. semicirc. horizontalis. Unter ihm entsteht das durch das Foramen ovale umgrenzte und durch die Stapedialplatte verschlossene Vestibulum, und verlängert sich auswärts zu einem der Außenseite der Gehörkapsel entlang laufendem Gange, dem Recessus scalae tympani.

Das Epioticum bildet den mittlern obern Teil der Gehörpyramide und umschließt den Hauptteil des häutigen Labyrinths. Nach oben sendet es einen Fortsatz dem Supraoccipitale entgegen; nach unten grenzt es an die Stapedialplatte. Ihr gegenüber durchbricht der Acusticus die Innenwand der Gehörkapsel. Über dem Foramen acusticus zieht ein knöcherner Kanal schräg aufwärts nach hinten, die Apertura aquae ductus.

Das Opisthoticum ist ebenfalls blasig aufgetrieben. In seinem Innern beherbergt es die hintere Ampulle und den Can. semicirc. post. Es wird auf 3 Seiten vom Exoccipitale umschlossen. An ihm endigt auch der horizontale Schenkel des Quadratum.

3. Die Orbitalregion.

Der Orbitalregion gehören die basalen und lateralen Knochen der Schädelmitte an. Sie setzt sich zusammen aus dem flachen Basisphenoid, den rautenförmigen Alisphenoiden und dem Präsphenoïd, das mit den schwachen Orbitosphenoiden und den bis zur Bodenfläche absteigenden Seitenflügeln der Frontalia auf das engste verwächst. Flankiert wird der präsphenoïdale Teil des Schädelbodens durch die konvergierenden, zeitlebens korplig bleibenden Trabekelspangen, und ventral wird diese Partie von dem aus Bindegewebe hervorgegangenen Parasphenoid überdeckt. Die dorsalen Knochen dieser Region (Frontale, Prä- und Postfrontale) werden in einem besondern Abschnitt besprochen.

Das Basisphenoid ist eine flache Knochenplatte von trapezoider Gestalt. Seine breitere, hintere Grundlinie stößt an den Vorderrand des Supraoccipitale, während sein schmäleres Vorderende in das Präsphenoïd übergeht. Seine Seitenränder werden hinten durch die Alisphenoiden, vorn von den lateral tief herabgreifenden Fortsätzen des Parietales begrenzt.

Ein Querschnitt durch die vorderste Partie des Basisphenoides zeigt uns links und rechts die von Knochensubstanz umwachsenen Schädelbalken. Ein wenig weiter hinten treten sie an die innere

Oberfläche und verschwinden, noch eine kurze Strecke weit verfolgbar, als zwei auch auf der Außenseite wahrnehmbare Rinnen, in welcher die optischen Nerven dahinziehen.

Die Hypophysenöffnung sowohl als auch das in der vordern Partie des Basioccipitale gelegene Foramen post-basi-craniale sind verschwunden. An ihrer Stelle dehnt sich eine kontinuierliche Knochenfläche aus.

In seiner Gesamtheit ist der Boden der Gehirnhöhle auffallend flach, nach hinten zu ein wenig gewölbt; von einem kammartigen median nach unten strebendem Fortsatze oder von seitlich abstehenden Flügeln zur Kommunikation mit den Pterygoideen, wie sie das Basisphenoid von *Boa* und *Python* aufweist, ist nichts zu sehen. Ebenso wenig kommen an ihm Kanten und Protuberanzen vor, wie sie PARKER am Schädel der Ringelnatter abbildet.

Schon dem bloßen Auge stellt sich die Basis des Schädels als einheitliche Knochenplatte von schalenförmiger Gestalt dar, die vor dem Condylus occipitalis rasch an Breite zunimmt, in der otischen Region ihren größten Querdurchmesser erreicht, von da an sich allmählich wieder verschmälert und in die äußerst spitze Schnauze ausläuft.

Als Präsphenoïd betrachte ich die Fortsetzung des Basisphenoids nach vorn bis zur Vereinigung der beiden Trabekelspangen. In diesem Teile hat das Sphenoid seine Selbständigkeit aufgegeben; denn es verschmilzt mit den Frontalia, die das Vorderhirn mächtig umgreifen und nicht nur die laterale Wand der Gehirnhöhle bilden, sondern auch an der Bildung des Bodens der Höhle bedeutenden Anteil nehmen, ein Verhalten, das schon von den Frontalia der normalen Schlangen genugsam bekannt ist.

Im Gebiete der Lobi olfactorii wird die Basis rein durch die Fortsätze der Frontalia gebildet. Dieselben wachsen, indem sie sich stark verdicken, einwärts und treffen, ohne miteinander zu verschmelzen, in der Medianlinie zusammen. Hier werden sie zu kurzen, dorsal gerichteten Fortsätzen ausgezogen und bilden eine deutliche, wenn auch unvollkommene Scheidewand zwischen den beiden Anschwellungen der Riechnerven.

Daß das Präsphenoïd aus paariger Anlage hervorgegangen ist, wird noch daran erkannt, daß die beiden Hälften in ihrem vordern Teile wenigstens getrennt bleiben.

Die Orbitosphenoiden (55), falls solche überhaupt bei den Rhinophiden zur Ausbildung kommen, werden gänzlich von den Deck-

knochen umfaßt und seien hier nur der Vollständigkeit halber als Träger des Foramen opticum erwähnt.

Das Parasphenoid (Fig. 14 *par.sp.*) beginnt mit scharfer Spitze an der Vereinigung der beiden Trabekelspangen und zieht sich, indem es nach hinten breiter wird, unter dem Fronto-Sphenoidalboden dahin bis gegen das Ende der Trabeculae. Auch ihm kommt die bei den Schlangen übliche Dolchform zu. Sein vorderster Abschnitt trägt median einen nach unten gerichteten Kamm. Im mittlern Teile erscheint die Parasphenoidalplatte in der Längsrichtung schwach geknickt. Von diesem Falze hängt eine Hautfalte herunter und trennt die Choane unvollkommen in 2 Teile. Mit zunehmender Breite wird die Parasphenoidalplatte auch dünner und nähert sich mehr und mehr dem Boden der Hirnhöhle, bis sie dann hinter den Choanen mit dem Präsphenoide zusammenfließt.

Das Alisphenoid ist ein paarig angelegter Knochen von ansehnlicher Größe. Er ist ungefähr rautenförmig und wird wie bei allen Schlangen von den Ästen des Trigeminus durchbohrt. Als Bestandteil der lateralen Schädelwand liegt es vor der Gehörkapsel und reicht mit seiner vordern Spitze bis in die Nähe der Trabekelspangen. Dorsal wird es vom Parietale, hinten vom Prooticum überdeckt. Ventral lehnt es an das Basisphenoid. Die Öffnung für den zweiten und dritten Ast des Trigeminus liegt nahe seinem hintern Rande dicht unter dem Prooticum. Unterhalb dieses großen Fensters trägt der Knochen eine Rinne, in welcher ein Ast des Nervus facialis verläuft, der dann in den Knochen selbst eindringt und ihn in seinem vordern Teile der Länge nach durchbohrt. Auch der Nervus abducens scheint sich einen Weg durch den Basalteil des Keilbeinflügels zu bahnen, um nach den vordern Partien des Kopfes zu gelangen. Das Foramen des 1. Trigeminasastes liegt etwas höher als das hintere, nahe dem untern Rande des Parietales, und noch mehr oralwärts, an der Grenze von Parietale und Alisphenoid verläßt der Nervus trochlearis das Innere der Gehirnhöhle.

4. Die Ethmoidalregion.

Während mit Ausnahme der Trabekelspangen sämtliche Elemente der Gehirnkapsel verknöchern, persistiert in der Ethmoidalregion, wie dies übrigens in der ganzen Wirbeltierreihe der Fall ist, das Knorpelstadium.

Vor der Orbita treten nämlich die beiden RATHKE'schen Schädelbalken zusammen und bilden einen median gelegenen Knorpelstab.

welcher sich ununterbrochen bis zum Prämaxillare erstreckt und sich in dessen Körper einsenkt. In seinem hintern Teile von rundlichem Querschnitt, streckt sich nach vorn der dorsoventrale Durchmesser dieses Knorpels beträchtlich und bildet als Mesethmoideum im Vereine mit den vertikalen Fortsätzen der Nasalia die mediane Nasenscheidewand. Dann sendet er links und rechts einen breiten, flügelartigen Fortsatz aus, welchen ich als Exethmoid betrachte und welcher die Riechschleimhaut dorsal, lateral und zum Teil auch ventral umfaßt und auch den oralen Abschluß der Nasenkapsel bildet. So entstehen 2 knorpelige Nasenkapseln, welche die vordere Hälfte der Nasenhöhlen umschließen. In ihrer distalen vordern Partie werden sie von den Narinen durchbrochen. Der Boden dieser einfachen Conchae wird durch die basale Platte des Prämaxillares und durch den Anfangsteil des Vomers gebildet (Fig. 13—15 *caps. nas*).

Vor den Nasenkapseln sinkt die mesethmoidale Knorpelwand wieder zu einem drehrunden Stabe zusammen und verschwindet schließlich im Intermaxillare.

Auf diesen chondrösen vordern Teil der knorpeligen Nasenhöhle folgt nach hinten eine ungefähr gleichlange knöcherne Partie. Sie wird zum größten Teile durch ein merkwürdig geformtes Knochenstück gebildet, das uns als Septomaxillare bekannt ist. Es besteht aus 2 zueinander senkrecht stehenden Knochenplatten. Eine horizontal gestellte Platte mit dorsaler Konvexität entspringt mit verbreitertem Ansatz seitlich vom Ethmoidalknorpel, zieht sich etwas ventrolateral nach außen und vereinigt sich mit der zu ihr senkrecht gestellten zweiten Platte, deren Krümmung nach außen gekehrt ist. Erstere bildet die Basis der Riechhöhle, letztere die äußere Wand derselben. Die vertikale Platte grenzt vorn an den Exethmoidalknorpel, oben an das Os nasale und hinten an das Präfrontale. Die horizontale Platte stößt ebenfalls an den Exethmoidalknorpel, mit ihrem medianen Rande an das Mesethmoid und hinten an einen aufsteigenden Fortsatz des Vomers. Während der laterale Teil des Septomaxillares vermittels eines nach unten gerichteten leistenförmigen Vorsprunget an der Bildung der lateralen Wand des JACOBSON'schen Organs Anteil hat, bildet der horizontale das Dach der Höhle dieses eigentümlichen, zwischen Mund- und Nasenhöhle eingepreßten Organs. Zwischen dem ventralen Vorsprunget des Septomaxillare und dem distalen Rande des Vomers spannt sich eine Knorpellamelle aus, die vorn ziemlich dünn ist, nach hinten aber zu beträchtlicher Dicke

anschwillt und von dem Ausführungsgang des JACOBSON'schen Organs durchbohrt wird. Zweifellos ist diese chondröse Masse identisch mit dem von PARKER (55) als Supralabialknorpel bezeichneten Schädel-element.

Die Nasoethmoidalregion nimmt das ganze vordere Drittel der Schädellänge in Anspruch und gelangt damit zu einer Längsentfaltung, die keiner der gewöhnlichen Schlangen zukommt. Auch in der Form zeigen sich augenfällige Abweichungen. Während nämlich bei den Ophidiern die vordere Nasengegend eher breit und aufgeblasen erscheint, wird sie bei den Rhinophiden zu einem langen und spitzen Rostrum ausgezogen. Diese lange, dünne Schnauze verleiht dem ganzen Kopfe sein fremdartiges Gepräge und läßt ihn als vom Schlangentypus grundverschieden erscheinen.

5. Das Visceralskelet.

Im Gegensatze zu den normalen Schlangen, wo alle Gesichtsknochen nur lose miteinander verbunden sind und seitlich vom Neuralschädel weit abstehen, zeigt das Visceralskelet von *Rhinophis* die ausgesprochene Tendenz, seine laterale Stellung zu verlassen und dicht an den Gehirnschädel heranzutreten (Fig. 14). Auch die einzelnen Knochen der den Gesichtsschädel bildenden Maxillar- und Vomerpalatinreihen verbinden sich enger untereinander, und die genannten Reihen selbst suchen unter sich möglichste Fühlung zu halten. So entsteht durch die breite Intermaxillarplatte, die schalenförmigen, in der Medianlinie zusammenstoßenden Vomerres, besonders aber dadurch, daß sich die beiden zahnlosen, röhrenförmig gewölbten Palatina beinahe berühren, ein hartes Gaumendach, das stark an das der Crocodilier erinnert. Dieser Eindruck wird noch erhöht durch die unpaare Choanenöffnung, welche dicht hinter dem Palatinum mit der Rachenhöhle kommuniziert. Die Palatina, bei den übrigen Ophidiern im Dienste der Ernährung stehend und daher reichlich mit Zähnen versehen, geben bei dieser grabenden Schlange ihre alte Funktion auf und treten in den Dienst der Respiration. Sie verlieren ihre Bezahnung, umschließen dafür aber die Choanen und schützen dieselben vor den Wirkungen des äußern Druckes.

a) Die Maxillarreihe.

Die Maxillarreihe besteht aus dem unpaaren, zahnlosen Prämaxillare und dem paarigen, bezahnten Maxillare.

Von dem Ethmoidalknochen zieht das Prämaxillare unsere Aufmerksamkeit am meisten auf sich. Es fällt sowohl durch seine Lage als auch durch seine absonderliche Form auf. Ganz vorn an der Spitze des stark in die Länge gezogenen Schädels gelegen, bildet es den eigentlichen Bohr- und Grabapparat. Keilförmig spitzt es sich nach vorn zu und endet in 2 kurzen, dicht nebeneinander gelegenen Kugelspitzen. Nach hinten ist es durch einen sehr langen Processus nasalis, der, eingekeilt zwischen die vertikalen Fortsätze der Nasalia und dem Mesethmoidalknorpel, sich über die ganze Ethmoidalregion erstreckt, auf das solideste mit dem Schädel verbunden. Außerdem findet es weitere Fixpunkte am Palatinum und am Oberkiefer vermittels der paarigen Palatin- und Maxillarfortsätze (Fig. 13 u. 14 *pr. max*).

Da das Prämaxillare von *Rhinophis* (das jedenfalls schon vor dem Ausschlüpfen völlig ossifiziert ist) funktionell und morphologisch unser Interesse in Anspruch nimmt, mag im folgenden eine ausführliche Beschreibung desselben versucht werden, wie sie sich aus der Rekonstruktion von Querschnitten ergibt:

Ein Querschnitt durch die äußersten Spitzen des Prämaxillares zeigt 2 ovale Gebilde mit etwas abgeflachter Medianseite. Sie werden voneinander durch eine deutliche, membranöse Wand getrennt. Etwas weiter hinten erscheinen sie vereint und verengern sich dann plötzlich, unter beträchtlicher Zunahme der dorsoventralen Achse zu einer senkrecht stehenden Lamelle. Diese ist dorsal und ventral wulstartig verbreitert. Diese Verbreiterungen senden nach links und rechts leistenartige Fortsätze in dorsolateraler Richtung aus, welche den Knorpeln der Nasenkapseln als Stützpunkte dienen; ebenso bilden sie für die vordern Enden der Nasalia ein festes Widerlager. Auf folgenden Schnitten hat sich nun die Mittellamelle, noch mehr verbreitert und umschließt das vorderste Ende des knorpeligen Septum nasale und ventral davon einen Kanal, in welchem ein Nervenstrang verläuft. Im Bereiche der äußern Nasenlöcher verbreitern sich die ventralen Fortsätze der Mittellamelle, und der geschlossene Nervenkanal wird zu einer offenen Rinne. Auch umschließt die perpendikuläre Platte den Mesethmoidalknorpel nicht mehr vollständig. Lateral bleibt daher der Knorpel unbedeckt; die

Platte zerfällt also in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt. Der dorsale Abschnitt nimmt allmählich an Höhe ab und wird zum Processus nasalis. Seine Seitenflügel nehmen eine mehr ventrale Richtung an und bilden zusammen ein Dach mit medianer Scheidewand. Indessen verflacht sich der ventrale Teil mehr und mehr und nimmt die Form einer horizontal gestellten Platte an, deren Konkavität nach unten gerichtet ist. Auch sie wird von Nervenkanälen durchzogen, welche den Rändern der Platte parallel laufen. Auf einem folgenden Schnitte haben sich die Außenränder der Seitenflügel des Processus nasalis mit dem freien Rande des Medianstückes zur Bildung zweier Nervenkanäle verschmolzen. Die basale Platte erreicht nun ihren größten Querdurchmesser; ihr Mittelstück (der Rest der ursprünglich vertikalen Platte) sinkt zu einem niedrigen Kamm zusammen und dient dem Mesethmoidalknorpel zur Unterlage. Ihr hinterer Rand zieht sich in zwei schwächere, dicht neben der Medianlinie liegende Palatinfortsätze aus, welche das Prämaxillare am paarigen Vomer befestigen, und zwei stärkere, flächenartig verbreiterte Maxillarfortsätze, an welche sich die Oberkiefer lehnen.

Der dorsale Fortsatz zieht sich als knorpliger Teil weit über die ventralen Fortsätze hinaus und bildet zwischen den Nasalia eine Scheidewand.

Das Supramaxillare spannt sich als elegante, vierseitige Leiste in leichtgeschwungenem Bogen zwischen Prämaxillare und Os transversum aus. Es schmiegt sich ziemlich eng an die laterale Wand des Schädels an. Nur da, wo sich diese zur Orbita einsenkt, ragt das hintere Ende des Oberkiefers seitlich hervor und überbrückt mit dem Transversum zusammen die orbitale Einsattelung — von einer eigentlichen Orbitalhöhle kann nicht gesprochen werden — in kontinuierlichem Bogen. Die Verbindung des Maxillares mit dem Prämaxillare halte ich für eine äußerst feste und starre, — im Gegensatz zu den Ausführungen von PETERS (59), nach denen die in Frage stehenden Knochen bei *Rhinophis oxyrhychnus* nur lose miteinander verbunden sein sollen. Wenigstens war es mir an keinem Präparate möglich, eine scharfe Grenze zwischen beiden Knochen zu finden. Auch die Verbindung mit dem Transversum erweckt dadurch den Eindruck großer Solidität, daß letzteres nicht wie z. B. bei *Tropidonotus natrix* mit verbreiteter Gelenkfläche an das Maxillare stößt, sodaß ein leichtes Gleiten an demselben möglich wäre, sondern das Transversum spitzt sich nach vorn zu und wird von dem rinnenartig eingebogenen Ende des Maxillares umfaßt. Aus dem Gesagten

geht klar hervor, daß ein Seitwärtsdrücken des Maxillares durch das Transversum ausgeschlossen ist und somit auch von einer Beweglichkeit der Kieferknochen nicht gesprochen werden kann. Die Ansicht von PETERS, daß sich die Gesichtsknochen der Rhinophiden von denjenigen der gewöhnlichen Schlangen nicht unterscheiden, erweist sich in diesem Falle wenigstens als unhaltbar. Außer diesem vordern und hintern Fixpunkt erhält das Maxillare noch zwei weitere Stützpunkte, wie schon W. PETERS bemerkt hat. Den einen findet es am vordern ventralen Rande des Präfrontale, durch den hakenförmigen dorsal ansteigenden Processus praefrontalis, welcher ungefähr von der Mitte des Oberkiefers abgeht. Ein zweiter Fortsatz geht hinter dem Processus praefrontalis ab und zieht in proximaler Richtung nach dem Palatinum; es ist der Processus palatinus.

Außer den Dentalia sind die Oberkiefer die einzigen zahntragenden Knochen. Jede Kieferhälfte enthält 6—7 Zähne, die in seichte Alveolen eingelassen sind. Hinter den Zähnen sind auch Ersatzzähne zu beobachten (s. Gebiß).

Das Maxillare wird der Länge nach vom Kanal des Ramus alveolaris superius durchzogen, welcher nahe dem Vorderende des Oberkiefers an die Außenfläche tritt.

Infolge der starken Annäherung der Maxillarreihe an die Pterygopalatinreihe wird das Verbindungsstück zwischen beiden, das Os transversum, verkürzt. Es bildet das hintere Stück des oben erwähnten Orbitalbogens und ist eine zarte, seitlich etwas komprimierte Knochenspanne. Ihr hinteres breiteres Ende stößt an den äußern Fortsatz des Pterygoids, ihr vorderes zugespitztes Ende ist an das Maxillare angefügt. Das Transversum ist sozusagen funktionslos geworden, indem es nur noch dazu dient, den Oberkieferknochen mit dem Flügelbein zu verbinden, um ein festes Widerlager für den erstern gegen den beim Wühlen entstehenden Druck zu schaffen.

Der Raum zwischen Transversum und Schädelwand wird durch die mächtige HARDER'sche Drüse eingenommen, und so scheint es nicht unmöglich, daß das Transversum dieselbe vor äußerem Drucke bewahrt.

b) Die Vomer-Palatinreihe.

Die Vomer es verbinden sich mit den kurzen Palatinfortsätzen des Prämaxillares. In der Medianlinie stoßen sie zusammen und senden einen kurzen Fortsatz in dorsaler Richtung nach dem Mesethmoid. Auf eine kurze Strecke verschmelzen die beiden

Hälften miteinander zu einer unpaaren Medianplatte. Zwischen ihr und den basalen Teilen des Septomaxillares liegen die Stiele von 2 kleinen Knöchelchen, welche mit ihren löffelfartigen Verbreiterungen den Mesethmoidalknorpel flankieren. Dann trennen sich die beiden Vomer es wieder, indem sie sich stark verbreitern, und suchen Anschluß an die kurzen proximal gerichteten Fortsätze der Maxillaria. In der Höhle, welche durch das Septomaxillare und den Vomer gebildet wird, ist das JACOBSON'sche Organ eingeschlossen. Der Vomer bildet jedoch nicht den ganzen Höhlenboden, sondern nur dessen medialen Teil, wie schon oben ausgeführt wurde, indem sich zwischen ihn und das Septomaxillare eine Lamelle von knorplicher Beschaffenheit einschiebt. In der hintern Hälfte verdicken sich seine proximalen Partien, in ihrem Innern den Raum für einen Ast des Trigemini ausfüllend, und umschließen, eine Art Haube bildend, den hintern Teil des JACOBSON'schen Organs. Von der Basis dieser Knochenkappe läuft ein horizontaler Fortsatz nach außen und hinten und bildet die Articulation mit dem Vorderende des Palatinums.

Das paarige Os palatinum (Fig. 13—15 u. 17 *pl*) gehört wiederum zu jenen Knochen, welche den Beobachter durch ihre für Schlangen ganz absonderliche Form fesseln. In seiner Arbeit „De serpentum familia Uropeltaceorum“ (59) beschreibt W. PETERS diesen Knochen in folgender Weise: „Das Os palatinum ist vorne verbreitert, niedergedrückt und bildet durch einen obern gebogenen Fortsatz innen mit dem Os frontale eine Artikulation; hinten ist es mit dem Os pterygoideum verbunden“, und J. MÜLLER bemerkt in seiner Abhandlung: „Ueber die Schlangen mit einem Hornschild an ihrem Körperende“ (54) . . . Der Processus palatinus ossis pterygoidei schließt sich fest an das Os palatinum an; letzteres liegt fest zwischen Os pterygoideum und intermaxillare, ohne Spur von Zähnen, ähnlich wie bei den Amphisbaenen“. Daß sich diese beiden ältern Bearbeiter des Rhinophidenschädels mit obigen kurzen Angaben begnügen mußten, ist bei der Kleinheit des Objekts selbstverständlich: waren doch beide Forscher auf makroskopische Untersuchung angewiesen, und da ist es selbst mit Zuhilfenahme der Lupe nicht möglich, mehr zu erkennen.

Verfolgen wir dagegen das Palatinum auf Querschnitten, so läßt sich Folgendes erkennen: Es beginnt mit breiten, dorsoventral stark abgeplatteten Fortsätzen und legt sich von unten her an den distalen Fortsatz des Vomers. Außerdem sucht es mit einem schräg nach außen gehenden Fortsatz Fühlung mit dem Processus palatinus des

Maxillares und sendet einen weitem Fortsatz schräg nach oben zum Anschluß an das Praefrontale (vgl. 59). Da, wo sich die beiden Knochen treffen, wächst eine schon auf jungen Stadien vom übrigen Knorpelcranium isolierte Knorpellamelle als konvex-konkave Platte in den hintern Teil des Nasenraumes und bedingt die Bildung einer Nebennasenhöhle. Wie sich der Vomer kapuzenartig um das JACOBSON'sche Organ legt, so schmiegt sich nun hinter der Nasenhöhle das Gaumenbein um die Choane und umhüllt dieselbe auf drei Seiten, ventral, proximal und distal. Die lateralen Wände wölben sich nach hinten mehr und mehr an der Choane empor und vereinigen sich dorsal, sodaß für die Choane ein festes Dach entsteht; dagegen verschwindet jetzt der Boden, und die Röhre bleibt also ventral offen. Weiter hinten vereinigen sich die beiden Choanen zu einem einzigen Kanal, und die Palatina reduzieren sich zu relativ schwachen Spangen, welche nur noch die äußere, dorsolaterale Zirkumferenz der Choane decken. Hier entspringt in der Mitte der Innenfläche dieser Palatinspange eine ziemlich breite Knorpelplatte und zieht sich in nach außen gewölbtem Bogen nach unten, die ventrolaterale Wand der Choanenöffnung bildend, in welcher letztere sich der Kehlkopf bei geschlossenem Maule einfügt. Nach hinten endlich umfaßt das Palatinum, spitz auslaufend, den innern Fortsatz des Pterygoides.

Rekonstruiert man aus den Schnitten die Gesamtform des Palatinums, so erweist sie sich als völlig von der übrigen Ophidier abweichend (vgl. die flachen, weit voneinander abstehenden Palatina von *Tropidonotus*, *Python*, *Boa*). Vorn und hinten mit den angrenzenden Knochen fest verbunden, median beinahe zusammenstoßend, sodaß ein hartes Palatinum entsteht, bilden sie eine Röhre, deren vordere Hälfte dorsal offen ist, während die hintere Hälfte ventral unvollkommen bleibt (Fig. 17a—d).

Schon eingangs des Abschnitts über das Visceralskelet wurde hervorgehoben, daß mit der auffallenden Formveränderung des Palatinums auch ein Funktionswechsel verbunden ist. Da bei der Kleinheit des Kopfes und bei der Enge der Mundspalte nur Nahrung in kleiner Form aufgenommen werden kann, so braucht das Palatinum beim Erfassen der Beute nicht mehr mitzuhelfen. Die Bezahnung geht daher als zwecklos verloren, und der Knochen tritt in den Dienst der Atmung. Um die Luftwege während der Bohrarbeit durch das harte Erdreich offen zu halten, bedarf es besonderer Vorrichtungen, und ich erblicke in diesem röhrenförmigen Knochen

seiner Form zufolge nichts anderes als eine Schutzvorrichtung der Choane.

Das Os pterygoideum befestigt sich am Hinterhaupte vermittels eines starken Ligaments an der Innenseite des Quadratum und begibt sich als schmaler, konvex-konkaver Stab längs der Schädelbasis nach vorn bis in die Gegend der innern Choane. Hier verbreitert es sich und gabelt sich in 2 kurze Fortsätze, von denen sich der eine an das Palatinum heranschiebt, während der andere etwas seitlich absteht und das Os transversum empfängt.

Da das Ligament zwischen Pterygoid und Mandibulare die einzige lose Verbindung ist, während alle übrigen Knochen der Palatinreihe fest miteinander verbunden sind, so erweist sich die Behauptung von PETERS — die Palatina seien ebenso beweglich wie bei den übrigen Ophidiern — als unrichtig, und die Ansicht von J. MÜLLER — die Palatina seien unbeweglich —, welche PETERS zu widerlegen suchte, wird durch obige Befunde bestätigt.

c) Das Mandibulare (Fig. 16a u. b).

J. MÜLLER (54) beschreibt den Unterkiefer der Uropeltaceen in folgender Weise: „Der Unterkiefer ist in der Mitte getrennt und besteht also aus 2 abgesonderten Stücken, welche lose verbunden sind, die aber nicht voneinander ausgedehnt werden können: er ist wie der Oberkiefer mit Zähnen bewaffnet, welche nach rückwärts gekrümmt sind. Der Processus coronoideus bei *Typhlops* ganz vorn und sehr lang, ist hier sehr undeutlich und mehr hinten, wie gewöhnlich.“

W. PETERS (59) berichtet über denselben: „Der Unterkiefer ist wie bei den übrigen engmäuligen Schlangen kürzer als der Schädel und aus 4 Knochen zusammengesetzt; denn außer dem Os dentale und Os articulare, die von DUMÉRIL u. BIBRON erwähnt werden, kann man das Operculare und Coronoideum finden, welches wie bei *Boa* und *Python* an einer Platte eines Fortsatzes zum Teil dem Coronoideum anhängt, was nicht gering zu schätzen ist, weil außer *Typhlops*, *Tortrix*, *Boa*, *Python* und *Eryx* alle Schlangen kein eigentliches Os coronoideum haben.“

Durch die mikroskopische Präparation kam ich selbst zu nachstehenden Ergebnissen.

Das Mandibulare von *Rhinophis planiceps* besteht im ausgewachsenen Zustande außer dem Suspensorialapparat aus folgenden Bestandteilen: 1. dem enchondral verknöcherten Articulare, welches

sich nach vorn in den MECKEL'schen Knorpel fortsetzt; dieser durchzieht als zylindrischer Stab den Unterkiefer der Länge nach und reicht bis zum Vorderende des Dentale; 2. dem zahntragenden Dentale; 3. dem Angulare; 4. dem Coronoideum; 5. dem Spleniale und 6. dem Präspleniale. Vom Articulare bleibt eigentlich nur die Gelenkfläche des Quadratoarticulargelenkes sichtbar; Dentale und Angulare bilden die äußere Seite, während Coronoid, Spleniale und Präspleniale die Innenseite bedecken.

Der Unterkiefer ist im Gegensatz zu demjenigen der normalen Schlangen direkt und ohne Vermittlung eines Squamosums, allein durch das Quadratum (Fig. 16 *q*) am Schädel befestigt. Dieses zeigt aber eine sehr auffallende und merkwürdige Gestalt, wie sie sich ähnlich bei keiner der übrigen Schlangen findet. J. MÜLLER hat das Quadratum sowohl nach seiner Lage als auch nach seiner Form im ganzen richtig abgebildet, doch unterließ er es, auf eine genauere Schilderung dieses sonderbaren Knochens einzugehen. Das Quadratum ist ein knieförmiges Knochenstück, dessen Spitze nach vorn gerichtet ist. Der eine Schenkel verläuft fast horizontal, ein wenig abwärts geneigt nach hinten, längs der Außenkante der Gehörkapsel. Der andere Schenkel ist schräg abwärts nach vorn gerichtet und bildet die Articulation mit dem Unterkiefer, wodurch natürlicherweise eine Verkürzung der Mundspalte zustande kommt.

Da auch im erwachsenen Stadium jede Spur eines Squamosums fehlt, ist der Gedanke nicht ausgeschlossen, daß man in dem horizontal liegenden Schenkel des Quadratus genannten Knochen zu suchen habe; denn seine Lage entspricht ungefähr derjenigen des Squamosums bei den übrigen Ophidiern. Gegen diese Auffassung spricht jedoch der Umstand, daß der absteigende Schenkel des Quadratus seinen Fixpunkt nicht am caudalen Ende des horizontalen sucht, wie dies der Fall ist zwischen Squamosum und Quadratum bei den übrigen Schlangen, wodurch die Articulation des Unterkiefers hinter das Schädelende verlegt wird, sondern daß es vom vordern Ende abgeht und gerade entgegengesetzt dem Quadratum der übrigen Schlangen nach vorn gerichtet ist. Hierdurch wird notwendigerweise auch die Articulation des Unterkiefers nach vorn gerückt. (Ein ähnliches Verhalten zeigt das Quadratum von *Palaeophis*, 34.) Entscheidender ist jedoch die Tatsache, daß auf Sagittalschnitten sowohl als auch auf Horizontalschnitten durch jüngere und ältere Stadien dieses knieförmige Quadratum sich stets als einheitliche Masse darstellt. Da nun der genannte Knochen knorplig an-

gelegt wird und mit dem Articulare gelenkig verbunden ist, so geht daraus hervor, daß das ganze Knochenstück als Quadratum gedeutet werden muß. Ein Squamosum gelangt also bei *Rhinophis* nicht zur Ausbildung.

Das Fehlen des Squamosums betrachte ich nicht als einen primitiven Zustand, der dem Gedanken Raum ließe, es seien die Rhinophiden an die Amphibien anzuschließen, sondern ich erblicke hierin eine Reduktionserscheinung, einen Endzustand, in Anpassung an eine veränderte Lebensweise.

Die Betrachtung der Schmitte ergibt folgende Einzelheiten: Das hintere Ende des horizontalen Schenkels ist knorplig, von rundlichem Querschnitt. Seine Ventralfläche ist leicht konkav und bildet die Gelenkfläche für die Columella. Nach vorn wird der Schenkel höher und nimmt ovalen Querschnitt an. Dieser Teil des Quadratus steht nicht dorsoventral, sondern ist entsprechend seiner Stützfläche, der Ohrkapsel, schräg proximodistal gerichtet. In seinem Innern zieht sich ein Hohlraum ununterbrochen bis an das Ende des vertikalen Schenkels. Allmählich nimmt das Quadratum nach vorn an Größe zu und geht vor der zweiten Trigeminiöffnung in den absteigenden Schenkel über. Dieser erscheint im Querschnitt stumpf keilförmig, die Spitzen nach oben, die breite konvexe Basis nach unten gerichtet. Die Gelenkfläche bildet nicht eine einfach konvexe Wölbung, sondern zeigt in ihrem vordern Teil eine schwache Konkavität, in welche eine Erhebung des Articulares paßt. Der Knorpelbelag der Gelenkfläche ist sehr dünn.

Das Articulare ist vollständig verknöchert. Als solches ist es nur noch an der Gelenkgrube für das Quadratum zu erkennen, da es im übrigen ganz vom Angulare eingeschlossen ist. Dicht hinter ihm dringt die Chorda tympani in den kurzen verbreiterten Postmandibularfortsatz ein. Nach vorn reicht das Articulare bis zum Beginne des MECKEL'schen Knorpels.

Das Angulare reicht nach vorn bis zur Mitte des Unterkiefers und stößt an das Dentale. Hinter dem Quadratum verbreitert es sich zu dem kurzen postarticularen Fortsatz.

Das Supraangulare verwächst mit dem Angulare und bildet den Processus supraangularis, an dessen Innenfläche sich das Coronoideum lehnt. Dorsal verläuft in einer Rinne der dritte Ast des Trigeminus und dringt dann durch den Canalis alveolaris inferior in das Innere des Knochens ein und läuft direkt über dem MECKEL'schen Knorpel dahin. Ventral wird das Angulare vom Os spleniale begrenzt.

Das Coronoidenium ist eine kleine, zarte Knochenlamelle, welche sich an die Innenseite des Supramaxillarfortsatzes anlegt, ohne mit demselben zu verschmelzen. Der bei den Pythoniden so mächtige Haken des Processus coronideus fehlt. Es beginnt vor dem Eintritt des Trigeminus in die Mandibel und reicht bis zum Dentale.

Das Spleniale (Marginale, PETERS) ist ein kleiner, wenig ausgebildeter Knochen an der Ventralseite des Angulares, unterhalb des Coronoideniums. Es reicht niemals an das Coronoid hinauf, wie dies bei *Boa* und *Python* geschieht und wie PARKER (55) auch für *Tropidonotus* angibt.

Das Präspleniale verschmilzt beim erwachsenen Tier mit dem Spleniale, ist jedoch an der großen Nervenöffnung kenntlich, die ihm bei allen Schlangen zukommt. Es zieht medial der Ventralseite des MECKEL'schen Knorpels nach vorn bis unter das Dentale.

Das Dentale bildet die vordere Hälfte des Unterkieferastes. Es unterscheidet sich dadurch vom Dentale der übrigen Schlangen, daß es sich an seinem Hinterende nicht in einen dorsalen und einen ventralen Ast gabelt, sondern einfach sich zuspitzt. Hinten wird es vom Angulare, vom Coronoid und Präspleniale begrenzt. Vorn sind die beiden Unterkieferäste einander sehr genähert und werden durch eine schmale Knorpelmasse miteinander verbunden. Die Behauptung von PETERS, daß die Unterkiefersymphyse dehnbar sei, erscheint mir daher fraglich.

Die Zahl der Zähne beträgt 6—7. Hinter denselben befinden sich wie im Oberkiefer wohl ausgebildete Ersatzzähne (s. Abschnitt Gebiß).

6. Die Deckknochen des Schädels.

Die Nasalia reichen von der Orbitalregion bis zur Schnauzenspitze und überdecken das vordere Drittel des Schädels. Mit ihrem breiten Hinterrande überragen sie die Frontalia; seitlich werden sie vom Präfrontale und vom Septomaxillare flankiert. Vorn sind sie in lange Spitzen ausgezogen und befestigen sich an den dorsalen Seitenflügeln des Prämaxillares. Vor den Frontalia verschmelzen sie durch Verknöcherung der zwischen ihnen liegenden Bindegewebsschicht zu einem Nasale principale. Am Rostrum werden sie durch den langen Processus nasalis des Prämaxillares voneinander getrennt. Entsprechend dem rundlichen Querschnitt des Schädels sind auch die Nasalia nicht flach, sondern leicht gewölbt. Gegen die

Medianlinie hin nehmen sie beträchtlich an Dicke zu und wachsen zu 2 Fortsätzen aus. Der dorsale kurze Fortsatz geht in der Richtung des Nasale weiter und legt sich an den obern Rand des Processus nasalis des Prämaxillares. Der ventrale umgeht den Processus nasalis und zieht sich bis zur Medianlinie, wo er mit dem entsprechenden Fortsatz des zweiten Nasales zusammentrifft (Fig. 17a). Von da an wachsen beide Fortsätze nebeneinander vertikal nach unten, bis sie am Mesethmoidalknorpel aufstoßen, und bilden eine doppelte, knöcherne Nasenscheidewand.

b) Die Deckknochen der Orbitalregion.

In der Orbitalregion ist der Schädel, abgesehen von der Schnauzenspitze, am schmalsten. Die Konfiguration des Schädels steht in Zusammenhang mit den in der Jugend groß angelegten Bulbi. Während aber mit zunehmendem Alter die Augen nicht mehr wachsen, wird der von ihnen ursprünglich erfüllte Orbitalraum durch die sich enorm entfaltende HARDER'sche Drüse in Anspruch genommen.

Die Orbitae der Schlangen werden im allgemeinen durch die lateral vorspringenden Ränder der Frontalia, vorn durch die Präfrontalia und hinten durch die Postfrontalia begrenzt. Bei *Rhinophis* sind die Verhältnisse anders. Die Reduktion des Auges bleibt nicht ohne Rückwirkung auf die umgebenden Knochen. Die Frontalia verlieren ihren dorsolateralen Vorsprung. Die Präfrontalia geben ihre exponierte Stellung auf und schmiegen sich eng an die Schädelwand an. Die Postfrontalia sinken zu schwachen Knochensplitterchen herab und schließen sich eng an das Parietale. Wahrscheinlich werden sie bei sehr alten Tieren völlig von der sich verdickenden Schädelwand aufgenommen.

Die Präfrontalia (Fig. 13 u. 15 *pr. fr*) sind gut ausgebildet und erreichen eine ansehnliche Größe. Sie sind von vierseitiger Gestalt und liegen seitlich am Schädel; sie erreichen aber niemals die Medianlinie, wie J. MÜLLER geglaubt und abgebildet hat, sondern werden durch die Frontalia seitwärts abgedrängt. Sie entspringen am Vorderende der Stirnbeine, laufen den Außenrändern der Nasalia entlang, verbinden sich vorn mit dem Septomaxillare und nehmen ventral den Processus maxillaris des Oberkiefers auf. An ihren verdickten und rinnenartig eingeschnittenen untern Rändern laufen die Ausführgänge der HARDER'schen Drüsen. Hinten laufen die

Präfrontalia in einen schwachen Fortsatz aus, welcher sich in eine Rinne der Frontalia einsenkt.

Die stark reduzierten Postfrontalia (Fig. 13 u. 15 *p. fr*) liegen an der Grenze von Frontale und Parietale, dorsal über dem Foramen opticus. Mit den Praefrontalia stehen sie durch einen feinen Bindegewebsstrang — vielleicht einem letzten Rest des häufig auftretenden Supraorbitales — in Verbindung. Hinten verschmelzen sie mit den Parietalia.

Die Frontalia überdecken die Orbitalregion. In der Medianlinie stoßen sie zusammen. Sie reichen vom Abgang des Olfactorius bis zum Austritt des Opticus und umschließen das Vorderhirn von allen Seiten, indem sie sich ventral umbiegen und einwärts wachsen, bis sich ihre Ränder in der Mitte der Ventralfläche berühren. Unter ihnen liegt das Parasphenoid, und links und rechts von diesem verlaufen die Trabekelspangen. Nach hinten reichen die Frontalia nur noch bis zur Ventralfläche und verschmelzen mit den lateral ansteigenden Parietalia. Entsprechend der kurzen Orbitalregion ist auch die Länge der Frontalia gering.

Bei jungen Tieren sind die Parietalia dorsal voneinander getrennt (Fig. 13 *par*); später verwachsen sie zu einem mächtigen Parietale principale. Es reicht vom Vorderrand des Supraoccipitale bis zu den Frontalia. Seine hintere Partie überdeckt die Otica bis etwa zur Höhe der halbcirkelförmigen Kanäle. Dann zieht es schräg abwärts nach vorn, dem Prooticum und dem Alisphenoid entlang bis zum Basisphenoid hinunter und überdeckt die Schädelbasis als mächtiges Gewölbe. Seine Ränder verwachsen jedoch nicht mit dem Basisphenoid; zwischen beiden spannt sich eine unverknöcherte Bindegewebsschicht aus. In dieser Lücke befinden sich die Austrittsöffnungen des 3., 4. und 6. Nervenpaares. Vorne verschmilzt das Parietale mit dem Postfrontale und dem Frontale.

7. Das Chondrocranium von *Rhinophis*.

Am vorliegenden Exemplar eines ca. 4 cm langen *Rhinophis planiceps* ist die Gehirnbeuge noch nicht völlig überwunden; die Nasenregion kommt daher nicht vor, sondern unter die Vorderhirnlappen zu liegen. Die Knochen der Maxillar- und Palatinreihe sind als schwache Spangen angedeutet. Die Gehirnkapsel ist dorsal unverknöchert; lateral beginnen die Frontalia und Parietalia zu ossifizieren. Die Deckknochen der Nasenkapsel und das Prämaxillare

sind schon weit vorgeschritten. Verknorpelung finden wir nur in der Basis und am hintern Teil der Gehirnkapsel, im Bereiche der otischen und der occipitalen Region.

Unsere Skizze (Fig. 18) stellt die nach Querschnitten angefertigte Rekonstruktion der knorpeligen Teile der Neuralkapseln dar. Schon auf den ersten Blick erkennt man die große Ähnlichkeit mit der PARKER'schen Figur (55, tab. 28, fig. 8). Auch bei *Rhinophis* ist der Knorpelschädel auf ein Minimum reduziert und besteht der Hauptsache nach aus einer breiten Basalplatte, welche links und rechts von den aufrechtstehenden Ohrkapseln begrenzt wird. Nach hinten zieht sie sich in den median gelegenen Condylus occipitalis aus, oral geht sie in die zylindrischen konvergenten Trabekelspangen über. Letztere bilden nach ihrer Vereinigung das mediane Septum nasale und enden, nachdem sie sich zu den knorpeligen Nasenkapseln verbreitert haben, mit stumpfer Spitze im untern Teil der vertikalen Lamelle. In der Ethmoidalregion entsteht am äußern Umfang der Nasenhöhle, an der Grenze von Palatinum und Präfrontale, der Muschelknorpel (Concha). Die Concha ragt kuppelartig in das Innere der Nasenhöhle vor; ihre Konvexität ist nach vorn und innen gerichtet und begrenzt den nischenartig vertieften Nebenasenraum. Außerdem treten am Boden der Nasenregion noch zwei Knorpelstücke auf, welche mit dem von PARKER als „ersten und zweiten Oberlippenknorpel“ bezeichneten Skeletstücken übereinstimmen (55, tab. 33 fig. 7—12). Das eine Knorpelstück spannt sich zwischen dem Vomer- und dem Septomaxillare (Turbinale) aus und bildet den Boden der Höhle des JACOBSON'schen Organs. An seinem medialen Hinterrande bildet es eine starke Verdickung, welche polsterartig in das Innere der Höhle hineinragt. Vor dieser Verdickung befindet sich der Ausführgang des JACOBSON'schen Organs. Der zweite Knorpel füllt die Lücke zwischen dem Prämaxillare, dem Vomer und dem Turbinale aus und gibt den basalen Abschluß der der äußern Choane ab. Die Ohrkapseln sind dorsal durch das Tectum synoticum miteinander verbunden. Die geringe Ausdehnung des letztern in axialer Richtung bedingt das auffallend große Foramen magnum. Dies ist das einzige Merkmal, durch welches sich die Chondrocranien von *Rhinophis* und *Tropidonotus* einigermaßen unterscheiden. Vor den Gehörkapseln liegen 2 große, dreieckige Knorpelstücke, die Alasphenoide. Sie bilden die dorsale Begrenzung des Foramen trigeminus.

Die Chorda dorsalis dringt durch den Condylus occipitalis in

die Basalplatte ein, tritt aber bald an die dorsale Oberfläche der Platte und zieht in einer Rinne nach vorn, die aber nicht bis zum Foramen postbasicraniale reicht. Innerhalb des Condylus besteht sie aus großen, polygonalen Zellen und wird von einer deutlichen Scheide umschlossen. Vor dem Condylus aber verschwindet die Scheide, und die Chordazellen lösen sich auf, sodaß nur noch die Rinne den ursprünglichen Verlauf der Chorda erkennen läßt.

Zwischen den Gehörkapseln entsteht in der Basalplatte das große Foramen basicraniale posterior. Es wird vom Foramen hypophyseos durch eine schmale Knorpelbrücke getrennt. Am Vorderende dieser als Crista sellaris bezeichneten Spange entspringen mit breiter Wurzel die Schädelbalken. Das Hypophysenfenster wird durch eine dicke Schicht skeletogenen Gewebes verschlossen. Längs der Innenseite der Trabekel laufen langgezogene Ossifikationszentren, aus welchen Basisphenoid und Parasphenoid hervorgehen.

Das Visceralskelet zeigt Verhältnisse, die sich vom ausgewachsenen Zustande fast gar nicht unterscheiden. Der Kieferbogen besteht aus dem knieförmigen Quadratum, dessen horizontaler Schenkel der Gehörkapsel anliegt und dessen absteigender Schenkel sich mit dem MECKEL'schen Knorpel gelenkig verbindet. Er erreicht im postarticularen Fortsatz seine größte Breite, wird nach vorn drehrund und zieht in leicht S-förmiger Schwingung bis zur Kinnnaht. Eine Verschmelzung beider Unterkieferäste findet nicht statt.

An der untern Seite des horizontalen Quadratumschenkel articulierte die Columella auris. Sie legt sich als gekrümmtes Säulchen an das verdickte Hinterende der Stapedialplatte und dringt in dieselbe ein.¹⁾

Der Hyoidbogen ist auf zwei zylindrische Spangen reduziert, die mit dem Kopfskelet in keiner direkten Beziehung mehr stehen; sie sind ventral und weit nach hinten verschoben. Ihr Anfang kommt unter den Condylus occipitalis zu liegen, und ihr Ende ragt über die ersten Rippen hinaus. Sie liegen in der hintern Zungenmuskulatur und umfassen den Darmkanal. Da ventral keine Vereinigung der beiden Bogenstücke stattfindet, ist die Bildung eines Corpus endoglossum ausgeschlossen.

1) Auf theoretische Erörterungen über den Hyalbogen kann hier nicht eingegangen werden, da die vorliegenden Verhältnisse keinen sichern Anhaltspunkt gewähren, ob die Columella auris als Derivat der Gehörkapsel aufzufassen ist (MÖLLER, 52), oder ob sie wirklich dem obern Teil des Zungenbeinbogens entspricht.

8. Das Gebiß von *Rhinophis*.

Zähne kommen bei *Rhinophis planiceps* und bei *Rhinophis trevelyanus* nur im Oberkieferknochen und im Dentale vor. In der Jugend ist auch das Prämaxillare zahntragend, indem sich an seiner Unterseite der Eizahn anlegt. Außerdem finde ich am Vomer, dicht vor den Ausführungsgängen des JACOBSON'schen Organs, eigenartige Verdickungen im Epithel der Mundhöhle, die wenigstens an Rudimente von Zahnanlagen denken lassen und an die bei den Typhlopiden noch einzig vorhandenen Vomerzähnen erinnern.

In jedem Kiefer findet man bei mikroskopischer Betrachtung gewöhnlich 7 Zähne, doch können auch nur 6 (Fig. 13) oder aber 8 vorhanden sein. Schnitte durch die Kiefer lehren uns die interessante Tatsache, daß hiermit der Reichtum des Zahnapparats keineswegs erschöpft ist, sondern daß hinter der ersten Reihe eine zweite Ersatzzahnreihe in einer Falte der Mundschleimhaut verborgen liegt. Hinter dieser ist eine dritte Reihe in Form von Zahnknospen bereits angelegt.

Was den Wechsel der Zähne anbelangt, so scheinen die Rhinophiden sich ähnlich zu verhalten wie die übrigen Ophidier, d. h. es findet ein permanenter Zahnersatz statt, indem die ausfallenden Zähne von der Zahnleiste her ersetzt werden, während die Zahnknospe weiter wächst. Jedenfalls findet der Ersatz einzelner Zähne schon frühzeitig statt; denn es treten bei 6 cm langen Tieren schon Zähne der zweiten Generation an den Kiefern in Funktion.

Wie aus dem Vorigen ersichtlich ist, entstehen auch bei *Rhinophis* die Zähne in Zahnsäckchen oder Cysten, welche aus der Zahnleiste herauswachsen. Auch ihre Zusammensetzung weicht nicht von der der übrigen Schlangen ab. Wir finden die übliche Ameloblastenschicht, die das Dentin absondernden Odontoblasten und die von Pulpazellen erfüllte Pulpahöhle. Zement gelangt nicht zur Ausbildung. Dagegen sieht man bei starker Vergrößerung an der Basis der Zähne einen schwachen, sockelartigen Vorsprung. Alle Zähne besitzen ungefähr die gleiche Größe und die gleiche Gestalt und sind so klein, daß sie nur mit der Lupe wahrgenommen werden können. Ihr Querschnitt ist rund und läßt keine scharfe Kante erkennen, wie für die Zähne der übrigen Schlangen angegeben wird (45). Die übrigen isodonten, schwach hakenförmig nach hinten

gekrümmten Zähne sind in seichten Alveolen der Kieferknochen befestigt.

Im Jugendstadium zeichnet sich das Prämaxillare durch den Besitz des Eizahnes aus (Fig. 19). Er liegt am Hinterrande der horizontalen Prämaxillarplatte, dicht vor dem Kieferknochen. Häufig liegt er nicht genau in der Medianebene. Seine Basis kann eine leichte seitliche Verschiebung annehmen, sodaß der Zahn Schrägstellung zeigt. Eine zweite Eizahnanlage, wie sie SLUITER (72) bei den Ascoloboten nachgewiesen hat, konnte ich an keinem meiner Präparate finden, obgleich die etwas asymmetrische Stellung des Eizahnes dafür zu sprechen scheint.

Der Eizahn ist von gleicher Größe und Gestalt wie die übrigen Zähne. Er dringt aber nicht durch das Epithel hindurch, sondern bleibt während der ganzen Zeit seines Bestehens von demselben umgeben. Wahrscheinlich wird er gar nicht mehr funktionsfähig, da die Rhinophiden lebendig gebären. Auch sind die Eier nur von einer dünnen Lederhaut überzogen, die leicht zerstört werden kann. Die Funktionslosigkeit des Eizahnes scheint mir schon aus seiner Stellung, welche an den senkrecht nach unten gerichteten Eizahn von *Anguis fragilis* erinnert, und aus seiner lockern Befestigung in der Mundschleimhaut hervorzugehen (Fig. 19). Bildungen von Wülsten und Sockeln fehlen.

Aus dem Gesagten geht deutlich hervor, daß das Gebiß von *Rhinophis*, trotzdem die Zahl der zahntragenden Knochen stark vermindert worden ist, keine prinzipiellen Unterscheidungsmerkmale aufweist, sondern direkt an das Schlangengebiß anschließt. Die Reduktion der bezahnten Knochen ergibt sich wiederum als eine Folge der Anpassung an besondere Verhältnisse und an besondere Ernährungsweise.

9. Zusammenstellung der Merkmale des normalen Schlangenschädels und des Rhinophidenschädels.

a) Merkmale des normalen Schlangenschädels (nach HOFFMANN).

Der Schädel der normalen Schlangen (*Tropidonotus natrix*) bildet eine feste, gleichmäßig breite Knochenkapsel mit glatten oder schwach schuppigen Nähten, von welchen viele im Alter verschwinden. Die Knochensubstanz ist derb, mit wenig Diploe. Die Knochen des

Gesichtsteiles sind sowohl unter sich als auch mit der Gehirnkapsel locker verbunden. Die axialen Teile werden auf einen verhältnismäßig kleinen Raum zusammengedrängt; die Kiefer dagegen erstrecken sich weit über den Schädel hinaus. Der Condylus occipitalis ist queroval, läßt aber meist schon äußerlich seinen dreifachen Ursprung erkennen. Die otischen Knochen sind nicht unter sich, wohl aber mit den angrenzenden Knochen verwachsen. Ein Parasphenoid ist vorhanden. Die meist verschmolzenen Parietalia werden vorn vom Postfrontale begrenzt. Die Frontalia bleiben getrennt. Das Präfrontale begrenzt die Augenhöhle nach vorn. Das Prämaxillare besitzt einen kurzen Nasenfortsatz und einen längern Gaumenfortsatz. Das Maxillare ist fibrös mit dem Prämaxillare verbunden. Das Quadratojugale fehlt. Das Palatinum ist klein und mit Zähnen besetzt. Das Transversum ist breit und beilförmig. Maxillare, Palatinum, Pterygoideum und Dentale sind mit Zähnen besetzt. Das Squamosum ist durch ein Ligament lose mit dem Prooticum verbunden; sein hinterer Rand articuliert mit dem Quadratum. Das Septomaxillare ist schalig ausgehöhlt, der Vomer ist blasig aufgetrieben zur Aufnahme des JACOBSON'schen Organs.

b) Merkmale des Rhinophidenschädels.

Der Kopf von *Rhinophis planiceps* ist sehr klein und schmaler als der Körper. Der Schädel ist lang und schmal, kegelförmig. Die Orbita ist nur wenig eingesenkt. Die Knochen sind sehr dünn, aber hart: Diploe fehlt. An der Gehirnkapsel treten vorwiegend Schuppennähte auf. Der Gesichtsteil ist wenig beweglich; die einzelnen Knochen sind fest miteinander verbunden, seitlich wenig abstehend, dicht an die Gehirnkapsel angelagert. Die Vomeres und Palatina stoßen in der Medianlinie zusammen. Die axialen Teile sind relativ mächtig, die visceralen sind relativ sehr gering entwickelt. Der Condylus occipitalis ist groß; seine Gelenkfläche ist rundlich und läßt äußerlich keine Dreiteilung erkennen. Auf Schnitten dagegen ist sie deutlich nachweisbar. Die otischen Knochen sind sowohl unter sich als auch mit den angrenzenden Knochen verwachsen. Ein Orbitosphenoid ist zweifelhaft, jedenfalls wird es nicht knorplig präformiert. Die Parietalia verschmelzen unter sich und überwachsen auch das rudimentäre Postfrontale. Die Frontalia sind in der Jugend immer getrennt, neigen aber bei alten Tieren zur Verwachsung. Das Präfrontale ist sehr groß, wird aber seitlich von

der Mittellinie abgedrängt und bildet die hintere äußere Wand der Nasenhöhle. Die Nasalia sind sehr weit nach vorn ausgezogen und bilden mit dem Prämaxillare das charakteristische Rostrum. Der Nasenfortsatz des Prämaxillare reicht weit nach hinten; kürzer dagegen sind die Vomerfortsätze. Ein Quadratojugale fehlt. Das Palatinum ist ein kräftiger, röhrenförmig eingebogener, zahnloser Knochen. Maxillare und Dentale sind mit Zähnen besetzt. Ersatzzähne sind vorhanden. Das Transversum ist ein schmales, feines Knochenspängchen. Ein Squamosum fehlt. Septomaxillare und Vomer sind wie bei den übrigen Schlangen.

c) Vergleichung.

Die Vergleichung obiger Merkmale läßt den Rhinophidenschädel mit Leichtigkeit aus dem normalen Schlangenschädel ableiten und verstehen. Alle für den letztern charakteristischen Knochenelemente sind mit Ausnahme eines einzigen Skeletstückes, des Squamosums, vorhanden. Große Übereinstimmung zeigt sich in der Verknöcherung der Schädelkapsel, indem durch seitliches Auswachsen der Deckknochen die lateralen Schädelgruben überdeckt werden. Das Septum nasale besteht bei beiden aus der knorpeligen Mesethmoidalspange, den absteigenden Fortsätzen der Nasalia und den aufsteigenden der Pflugscharbeine. Auch das Mandibulare setzt sich bei beiden aus denselben Knochen zusammen. Der jugendliche Schädel zeigt gar keine Unterschiede von Bedeutung. Hier wie dort findet man eine weitgehende Reduktion des Knorpelmateri als und ein frühzeitiges Auftreten der Hautverknöcherung. Neben diesen übereinstimmenden Merkmalen zeigen sich in der Gesamtform sowohl als auch in der Ausbildung der einzelnen Regionen und deren Elemente Abweichungen, auf die ich hier ganz besonders hinweisen möchte.

Behält die Schädelkapsel der normalen Schlangen von vorn nach hinten annähernd die gleiche Breite bei, so spitzt sich der Schädel von *Rhinophis* nach vorn stetig zu. Vorspringende Kanten und Ecken, wie sie der Schädel von *Tropidonotus* oder *Python* zur Schau trägt, fehlen. Dagegen zeichnen sich die Schädelknochen von *Rhinophis* durch eine mehr oder weniger gleichmäßige Wölbung aus, wodurch die Schädelkapsel der Kegelform sehr nahe gebracht wird. Werden die axialen Teile des Schädels, also die Neuralkapsel, bei *Tropidonotus* auf einen verhältnismäßig kleinen Raum zusammengedrängt, so nehmen sie bei *Rhinophis* weitaus den größten Teil der

Schädelmasse in Anspruch. Die Gesichtsteile zeigen dagegen gerade das umgekehrte Verhalten; sie werden auf ein Minimum eingeschränkt. Von den einzelnen Regionen des Schädels nimmt besonders die Nasenregion unser Interesse in Anspruch. Sie vergrößert sich auf Kosten der Orbitalregion, ist lang und spitz und bildet trotz des hier noch reichlich persistierenden Knorpels ein sehr solides Gefüge. Die Nasalia sind lang, überdecken mit ihrer verbreiterten Basis den Vorderrand der Frontalia und werden auch seitlich am Schädel sichtbar. Nach vorn endigen sie mit zwei scharfen auf der knorpeligen Nasenkapsel aufruhenden Spitzen. Zwischen dieselben drängt sich das vorspringende Prämaxillare, das durch lange Fortsätze fest und unbeweglich mit dem Schädel verbunden ist. Das schalenförmige Prämaxillare wird durch den Hinterrand der Nasalia von der Dorsalfläche abgedrängt, lateral verschoben und bildet den hintern und äußern Abschluß der Nasenhöhle.

Infolge der Rückbildung der Augen erfährt die Orbita nur eine geringe Differenzierung. Statt der tiefen, auf allen Seiten von mächtigen Deckknochen und vorspringenden Kanten überragten und geschützten Augenhöhle, treffen wir nur eine seichte Einsenkung, vorne durch das flache Präfontale, hinten durch das rudimentäre Postfrontale und das Parietale begrenzt. Hierdurch macht die Seitenansicht des *Rhinophis*-Schädels einen flachen und unfertigen Eindruck, welcher durch die schlanke, sparrenartige Ausbildung der Gesichtsknochen noch verstärkt wird.

Die otische Region und die Occipitalregion verschmelzen miteinander zu einem ringförmigen Occiput und umschließen das auffallend große Hinterhauptsloch. Der Condylus occipitalis wird bei *Rhinophis* viel kräftiger und besitzt eine halbkuglige Gelenkfläche.

Das bei den normalen Schlangen dominierende Visceralskelet bildet sich hier zurück, nicht in bezug auf die Zahl seiner Bestandteile, wohl aber an Menge des zu seinem Aufbau verwendeten Materials. Maxillare, Transversum und Pterygoid, bei *Tropidonotus* zu einem mächtigen, beweglichen und weitabstehenden Bogen entwickelt, laufen hier als zarte Sparren der Schädelbasis entlang und treten nur im Bereiche der Orbita als schwache Bogen seitlich hervor. Das Palatinum gibt seine flache Stabform auf und wird röhrenförmig; dabei geht sein Zahnbesatz verloren. Die gelenkige Articulation an der Außenseite der Vomerkapsel wird durch eine breite Schuppennaht am Hinterende des Vomers ersetzt. Dadurch kommen die Palatina in ihrem verbreiterten vordern Abschnitt in

der Medianebene zur Berührung und bilden ein festes Gaumendach, ähnlich dem der Crocodile.

Aus alledem geht deutlich hervor, daß der Gesichtsteil der Rhinophiden nicht beweglich ist, wie PETERS aus systematischen Gründen zu beweisen suchte, sondern ein solid verbundenes Spangengerüst bildet, wie J. MÜLLER richtig erkannt hat.

Endlich ist noch der Befestigung des Suspensoriums des Unterkiefers an der Gehörkapsel und der Reste des Hyalbogens zu gedenken. Das Quadratum verharret im embryonalen Zustande, seine knieförmige Gestalt läßt sich am ehesten aus dem von PARKER gezeichneten Jugendstadium (55. tab. 28, fig. 7) ableiten. Sein längerer Schenkel liegt der Gehörkapsel dicht an und richtet seinen kürzern Fortsatz schräg nach vorn. Hierdurch verkürzt sich der Unterkiefer, was durch die verlängerte Schnauze um so augenfälliger wird. Die Columella, nach den neuen Untersuchungen MÖLLER's (52) bei *Tropidonotus* samt der Stapedialplatte als keulenförmiges Organ sich von der Gehörkapsel abspaltend, zeigt bei *Rhinophis* Verhältnisse, die eher mit den von PARKER geschilderten übereinstimmen, indem eine gewölbte Stapedialplatte die Fenestra ovalis verschließt. Dieser ist die Columella, einem Handgriff vergleichbar, eingefügt.

Auf eine Vergleichung des *Rhinophis*-Schädels mit demjenigen der Typhlopiden brauche ich mich nicht einzulassen, da wir von J. MÜLLER (54) eine ganz vorzügliche besitzen. Ebenso verweise ich auf die Arbeit von K. PETER (56), der die Schädel der Typhlopiden und Rhinophiden zu dem Kopfskelet der Gymnophionen in Parallele setzt.

Schließlich möchte ich noch des Amphisbaenenschädels mit einigen Worten gedenken. Ich benutze hierzu die Arbeiten BEDRIAGA's (2, tab. 4), SMALIAN's (11, fig. 30 u. 31) und PETER's (56).

Auch der Schädel der *Amphisbaena strauchi* und von *Anops kingii* besitzt kegelförmige Gestalt mit schwacher Orbitaleinsenkung. Das Quadratum ist nach vorn gerichtet, von dreieckiger Gestalt, seine Basis der Ohrkapsel anliegend. Die Basis des dreiseitigen Quadrats der Amphisbaenen entspricht dem horizontalen Schenkel des Quadrats bei *Rhinophis*. Dagegen besitzt *Amphisbaena strauchi* ein rudimentäres Squamosum, das allerdings nicht mit dem Quadratum articuliert; ebenso kommen noch Spuren eines Jugales vor. Eigentümlich ist beiden Gruppen die große Ausdehnung und die Verschmelzung der Parietalia. Die Sutura, welche die Knochen mit-

einander verbindet, ist nur bei jungen und halbausgewachsenen Tieren sichtbar. Die Frontalia werden zugunsten der Parietalia eingeengt. Sie erreichen bei *Amphisbaena* noch die halbe Länge, bei *Rhinophis* nur noch ein Drittel der Parietalia. Die Ethmoidal-region ist dagegen bei ersterer relativ kurz; daher schiebt sich das unpaare Prämaxillare zwischen die Frontalia hinein und drängt die beiden Nasalia auf die Seite. Bei *Rhinophis* berühren sich die Nasalia; infolge ihrer Länge erreicht das Prämaxillare die Frontalia nicht mehr. Frontalia und Parietalia sind bei den Amphisbaenen durch Zackennähte, bei den Rhinophiden durch Schuppennähte verbunden. Bei beiden werden die seitlichen Schläfengruben durch die Parietalia verschlossen. Die Grenzlinien zwischen den Gehörknochen und den Occipitalia werden verwischt. Die Basisoccipitalia sind lang und gehen ohne scharfe Grenze in das Basisphenoid über.

10. Der Bau des Rhinophidenschädels in Beziehung zu seiner Funktion.

Betrachten wir den Bau des Schädels von *Rhinophis* nach seiner Funktion, so zeigt sich deutlich, daß er wie der Gymnophionenschädel und wie der Schädel der Amphisbaenen eine Form angenommen hat, welcher dem Drucke des umgebenden Mediums gleichmäßigen Widerstand bietet. Sie ist in unserm Falle die Kegelform, welche nach den Angaben PETER'S (56, p. 49 u. 50) an dritter Stelle nach der Widerstandsgleichung kommt. Nach PETER (56) sind es folgende 3 Punkte, welche hauptsächlich die Umgestaltung des Gymnophionenschädels bewirkten:

1. Verknöcherung knorplicher Partien.
2. Verbreiterung und Aneinanderschließen bereits vorhandener Deckknochen.
3. Nivellierung der Oberfläche.

Für die Rhinophiden scheint mir außer den genannten noch ein weiterer Punkt von Bedeutung zu sein, nämlich:

4. Wechsel der speziellen Funktion einzelner Knochen.

Untersuchen wir, in welcher Weise obige Prozesse ihren Einfluß auf den Schädel von *Rhinophis* geltend gemacht haben, so zeigt sich, daß der erste Punkt außer Betracht fällt. Schon bei den normalen Schlangen findet man eine weitgehende Reduktion der Knorpelteile. Knorpel bleiben nur in der Ethmoidalgegend als Nasenkapseln und in dem Boden der Orbita als Reste der Schädel-

balken erhalten. Ebenso liegen die Verhältnisse bei den Rhinophiden.

Wichtiger ist der zweite Punkt, obgleich auch hier die normalen Schlangen nicht viel hinter den grabenden Formen zurückstehen. Es ist hier besonders auf die innige Verschmelzung des Occipitalringes mit den Gehörkapseln und auf die Vereinigung der Basalknochen zu einem großen Basale hinzuweisen. Nasalia, Frontalia und Parietalia geben den dorsalen und den größten Teil der lateralen Schädelwand ab und schließen sich mit den Basalknochen und den Deckknochen zu einer soliden und widerstandsfähigen Bohrkapsel zusammen.

Die Widerstandsfähigkeit des Schädels wird durch Verschmelzung einzelner Knochenbezirke und durch das Auftreten von Schuppennähten erhöht; letztere scheinen besonders dem von vorn nach hinten wirkenden Drucke standzuhalten. Die einzelnen Knochen werden mit zunehmendem Alter durch Dickenwachstum verstärkt. Vor allem aber ist es die frühe Anlage und Ausbildung der Visceralknochen, welche schon beim jungen Tiere den Schädel zu einem harten, zum Graben geeigneten Organ gestaltet. So findet man bei frisch ausgeschlüpften, ca. 6 cm langen Tieren den Schädel bereits in seiner definitiven Größe und Gestalt ausgebildet und bis auf wenige Stellen verknöchert. Während mit zunehmendem Alter der Körper auf das 5—6fache seiner anfänglichen Länge (von 6 cm) anwächst, erfährt das Kopfskelet wohl noch ein Dickenwachstum, aber keine Längenzunahme mehr (vgl. Tab. 1 im beschreibenden Teil). Diesem Umstande verdanken die Rhinophiden ihren fremdartigen Habitus, da der kleine, schmale, konische Kopf zu den zylindrischen, an Stelle des Halses verdickten Körper einen seltsamen Kontrast bildet.

Sehr wirksam kommt das dritte, nivellierende Prinzip zur Anwendung. Von all den scharfen Kanten, welche die dorsalen und ventralen Flächen mit den lateralen bilden und von all den Vorsprüngen und Ecken, welche den normalen Schlangenschädel auszeichnen, finden wir bei *Rhinophis* keine Spur. Die einzelnen Knochen nehmen eine gleichmäßige Krümmung an, ihre Oberfläche ist glatt und jeden Vorsprunges bar. Wohl kommen bei jungen Tieren Andeutungen von Kanten und Protuberanzen vor, mit zunehmendem Alter schleifen sich aber die Knochen mehr und mehr ab. Zur Glättung der Schädeloberfläche tragen noch zwei wichtige Faktoren bei, nämlich der Verlust der Orbitalhöhle, die Reduktion des Kieferapparats und seine Verlegung an die Unterfläche des Schädels.

An vierter Stelle endlich möchte ich die eigentümliche, nach den Crocodilen hinweisende Modifikation des Palatinum hervorheben. Bei *Tropidonotus natrix* finden wir das Gaumenbein als flachen Knochenstab, distal von den getrennten Choanen am Vomer beginnend und zum Pterygoid hinführend. Seine Ventralfläche ist dicht mit Zähnen besetzt. Das Palatinum steht somit im Dienste der Digestion. Bei *Rhinophis* finden wir das Palatinum hinter den Vomer verlagert und gegen die Mittellinie hin verschoben. Der flache Knochenstab hat sich unter Aufgabe seiner Bezahnung zu einer mehr oder weniger geschlossenen Röhre zusammengekrümmt und legt sich als schützende Hülle um die weit nach hinten verschobene Choane. Seine Pterygopalatinfortsätze grenzen die Choanenöffnung gegen die Mundhöhle ab. An diesen Fortsätzen findet sich noch eine besondere Vorrichtung zum Schutze des Kehlkopfes. Diese besteht aus 2 konvex nach außen gerichteten Knorpelplatten, welche sich schon frühzeitig unter der Mundschleimhaut entwickeln. So entsteht eine median gelegene Höhle zur Aufnahme des Kehlkopfes, deren knorpelige, biegsame Ränder einen sichern Abschluß des Luftkanals gegen den Verdauungstractus ermöglichen. Aus dem beweglichen, zahntragenden Palatinum der Ophidier entsteht unter dem Einflusse der äußern Bedingungen ein Hilfsapparat der Respiration.

VII. Die Wirbelsäule von *Rhinophis*.

1. Allgemeine Gestalt.

Die Wirbelsäule von *Rhinophis* erweist sich in bezug auf Form und Anzahl der sie zusammensetzenden Elemente als echte Schlangewirbelsäule; sie zeichnet sich aber von der übrigen Ophidier durch eigenartige und seltsame Modifikation ihrer Enden, besonders des Schwanzendes, aus. Die zwei oder drei letzten Wirbel verwachsen nämlich unter sich und verschmelzen außerdem teilweise mit einem sonderbaren, dorsal gelegenen Hautknochen, der sich aus der Cutis des Caudalschildes absondert, zu einem caudalen Sacrum, einer Bildung, die meines Wissens nur dieser Gruppe von Schlangen eigen ist. Im übrigen zeigt die Wirbelsäule von *Rhinophis* ein ähnlich gleichförmiges Gepräge, wie es bei den übrigen Schlangen und bei den grabenden Reptilien und Amphibien allgemein angetroffen wird. Sie setzt sich aus einer großen Zahl zierlich modellierter Wirbel von ausgesprochen procölem Charakter zusammen. Ich zählte bei

einem jungen *Rhinophis planiceps* deren 154. Sie zerfällt in zwei deutlich gesonderte Abschnitte, einen durch den Besitz von Rippen ausgezeichneten präsaclralen Teil mit 143 Wirbeln und einen der Rippen entbehrenden postsaclralen Teil, bestehend aus 12 oder 13 Wirbeln. Die Verbindung mit dem Cranium wird durch den primitiv gestalteten Atlas vermittelt, dessen Körper mit dem Epistropheus auf das engste verwächst. Beide Wirbel sind ohne Rippen. Rudimente von Extremitäten konnte ich nicht nachweisen.

Untersucht man die Wirbel der Präsaclralregion von *Tropidonotus natrix* auf ihre Größe und Gestalt, so findet man, daß, abgesehen von den 4—5 ersten Wirbeln, die allmählich anwachsen, ein Wirbel so sehr dem andern gleicht, daß es kaum möglich ist, einen caudalwärts gelegenen Wirbel von einem mehr kopfwärts gelegenen zu unterscheiden; denn sie weisen sowohl in der Größe der Körper als auch in der Ausbildung der Bogen und Fortsätze keine merklichen Differenzen auf. Bei *Rhinophis* dagegen sondert sich die Präsaclralregion deutlich in zwei Abschnitte, in einen vordern kürzern und in einen hintern längern, die in bezug auf Größe und Gestalt der ihnen angehörenden Wirbel merklich voneinander abweichen. Da aber mit Ausnahme der beiden ersten Wirbel alle andern Rippen tragen, können die beiden Teile nicht scharf voneinander getrennt werden. Eine Einteilung in 5 Regionen im Sinne ROCHEBRUNE'S (66) ist schon aus diesem Grunde nicht zulässig. Die Unterschiede in der Ausbildung der einzelnen Wirbel beider Abschnitte sind aber doch derart, daß auf den ersten Blick erkannt werden kann, ob ein präsaclraler Wirbel der vordern oder der hintern Partie entstammt (vgl. Fig. 23 u. 24).

Bevor ich zur Beschreibung der einzelnen Wirbel übergehe, fasse ich die charakteristischen Merkmale der Wirbelsäule kurz zusammen. Die beigefügte Tabelle der Maßzahlen mag die Größenverhältnisse der einzelnen Wirbel veranschaulichen.

a) Präsaclrale Region (inkl. Atlas und Epistropheus).

Die präsaclrale Region besteht aus 143 Wirbeln. Alle tragen Rippen mit Ausnahme der beiden ersten.

Der vordere Abschnitt der Präsaclralregion besteht aus 36 typischen Schlangenvirbeln von kurzer, gedrungener Gestalt. Sie gleichen den Wirbeln von *Tropidonotus natrix* oder von *Coronella lacvis*. Alle drei Dimensionen sind ungefähr gleich. Der Körper

ist an den Enden stark verbreitert, in der Mitte ziemlich tief eingeschnürt, sanduhrähnlich. Die Gelenkgrube und der Gelenkkopf ist rundlich. Die vom Grunde des Bogens abgehenden Querfortsätze sind kurz und knorrig. Die Bogen sind auffallend dünn und zart, dorsal etwas abgeflacht. Ihr vorderer Rand verbreitert sich zu den deutlich wahrnehmbaren Zygosphenen. Die Processus spinosi sind schwach entwickelt und sitzen als kleine Höckerchen medial dem Hinterrande des Bogens auf. Sie sind relativ viel geringer als bei *Tropidonotus*, wo sie sich zwar auch nur über das hintere Drittel des Bogens erstrecken. Die Hypapophysen erreichen ungefähr ein Drittel der Körperhöhe, nehmen nach hinten an Größe ab und verschwinden ganz.

Der hintere Abschnitt der Präsacralregion besteht aus 107 Wirbeln. Der Typus des Schlangenhirbels ist hier weniger scharf ausgeprägt; dadurch erinnern sie eher an die Wirbel der Gymnophionen. Sie unterscheiden sich von den Wirbeln des cranialwärts gelegenen Abschnittes vornehmlich durch den langgestreckten Wirbelkörper (Verhältnis 4 : 3) und durch geringe Höhe (Verhältnis 2 : 3). Dornfortsätze und Hypapophysen fehlen. Infolge der Längsstreckung der Körper stehen die Zygapophysen nicht so stark ab, sondern nähern sich mehr dem Körper; besonders augenfällig ist dieses Verhalten an den Postzygapophysen. Das Dach der Bogen ist stärker abgeflacht, wodurch die Bogen im Querschnitt mehr oder weniger viereckig erscheinen. Der langgestreckte Körper ist zylinderförmig, in der Mitte nur wenig dünner; sein Vorderende ist etwas stärker verbreitert. Längs des Körpers verläuft links und rechts eine mehr oder weniger scharf hervortretende schmale Leiste. Die Gelenkgruben sind querelliptisch, ihre Achsen verhalten sich wie 2 : 3. Die Processus transversi sind am Bogen etwas höher hinaufgerückt.

b) Postsacrale oder caudale Region.

Die postsacrale Region ist sehr kurz und besteht nur aus 12 bis 13 Wirbeln. Die 2 oder 3 letzten Wirbel sind, wie schon angedeutet, unter sich verwachsen und treten mit einem dem Scutum caudale entstammenden Dermalknochen in Beziehung. Die Wirbel nehmen an Größe ab. Rippen fehlen. Dafür sind aber die 6 ersten Postsacralwirbel durch den Besitz von gabelförmigen Lymphapophysen ausgezeichnet. Von diesen sind die zwei ersten Paare am stärksten ausgebildet, die übrigen nehmen rasch an Größe ab. Die

folgenden Schwanzwirbel tragen lange, schräg nach außen und unten gerichtete Querfortsätze, deren freie Enden noch eine leichte Gabelung erkennen lassen. Die Querfortsätze der verwachsenen Wirbel sind wieder horizontal gerichtet, zu breiten Schienen ausgezogen und suchen Fühlung mit der caudalen Knochenplatte. Am Hinderrande der Bogen treten wieder Processus spinosi auf, nehmen nach hinten an Länge zu und suchen ebenfalls an der Caudalplatte einen festen Halt. Die Hypapophysen sind sehr lang und stehen vertikal nach unten. Die Bogen sind dorsal ziemlich stark gewölbt; die Gelenkflächen der Zygapophysen erreichen daher nicht mehr die Scheitelhöhe des Bogens wie in der Präsacralregion, sondern rücken lateral nach unten und reichen kaum mehr über die halbe Höhe des Bogens hinaus.

In der Literatur finde ich nur zwei Angaben über das Achsen skelet der Rhinophiden. Die eine stammt von J. MÜLLER (54) und bezieht sich auf die Rippen. Die zweite findet sich bei PETERS (59), wo er schreibt, daß den Uropeltaceen, den Typhlopiden und den Tortriciden die Dornfortsätze fehlen, daß aber STANNIUS behaupte, solche seien bei den Wirbeln von *Tortrix* vorhanden. J. MÜLLER sowohl als auch PETERS betonen ausdrücklich, daß jede Spur eines Beckenrudiments fehle, was auch ich bestätigen kann. ROCHEBRUNE (66) gibt eine kurze Charakteristik der Wirbelsäule der Typhlopiden und Tortriciden und eine tabellarische Zusammenstellung der Wirbelzahlen.

Über die Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Rhinophiden mag folgende Notiz mitgeteilt werden: auf dem jüngsten mir zu Gebote stehenden Stadium von ca. 4 cm Länge finde ich die Wirbelsäule schon auf einem weit vorgeschrittenen Zustande der Entwicklung. Körper und Bogen sind schon völlig ausgebildet, allerdings noch nicht verknöchert, sondern noch knorplig. Die Wirbel tragen eine große Gleichförmigkeit zur Schau. Wie bei allen Schlangen setzt sich die Chorda kontinuierlich durch die ganze Wirbelsäule fort, in den Condylj jeweilen stark komprimiert mit keilförmigem Querschnitt. In den Körpern dagegen behält sie ihre ursprüngliche Ausdehnung bei und zeigt kreisförmigen Querschnitt. Die Chorda erhält dadurch in ihrer Gesamtheit ein perlschnurartiges Aussehen. Innerhalb der Wirbelkörper zeigen die Chordazellen ihre typische polygonale Form und sind gegen den Körper hin durch eine mehr oder weniger deutliche Scheide abgegrenzt. In den Condylj dagegen sind die Zellen verödet und eine Chordascheide

läßt sich nicht mehr mit Sicherheit erkennen. Bei etwas längern Embryonen beginnen die Bogen zu ossifizieren, und in den Zygapophysen treten selbständige Knochenkerne auf. Dornfortsätze sind jedoch noch nicht zu erkennen.

Da schon auf diesen frühen Stadien die Wirbel ziemlich bestimmt ihre definitive Form erkennen lassen und sich von den erwachsenen Wirbeln nur durch ihre geringere Größe und durch knorplige Beschaffenheit der Bogen und Körper unterscheiden, so verzichte ich darauf, mich über die Form der Wirbel weiter zu verbreiten, und beschränke mich darauf, die Maße eines Thoracalwirbels anzugeben.

1. Tabelle.

Wirbelmaße einer 4,5 cm langen *Rhinophis planiceps*.

Höhe des Wirbels vorn	0,80 mm
Höhe des Körpers vorn	0,25 "
Höhe des Bogens vorn	0,55 "
Breite des Wirbels mit Einschluß der Querfortsätze	0,90 "
Breite des Gelenkkopfes	0,30 "
Höhe des Körpers hinten	0,20 "
Länge der Hypapophyse	0,10 "
Gesamtlänge des Wirbels	0,25 "

Bei einem Exemplar von 6 cm Länge finde ich die Wirbelsäule sowie auch den Schädel gänzlich verknöchert und vom erwachsenen Tier nur durch die Größe unterschieden. So kann ich auch von einer Detailbeschreibung dieses Stadiums Abstand nehmen und mich zur Beschreibung der einzelnen Wirbel des ausgewachsenen Tieres wenden.

2. Beschreibung der einzelnen Wirbel.

a) Atlas.

Schnitte durch den Atlas eines jungen *Rhinophis planiceps* ergeben folgende Verhältnisse: Lateral legen sich um das Rückenmark herum zwei knorplige Spangen. Dorsal stoßen sie nicht ganz zusammen, sondern werden durch eine bindegewebige Masse zusammengehalten, welche sich auch nach vorn über das Rückenmark hinwegzieht und an den Occipitalia ansetzt. Dieses Ligament verbindet den Atlas mit dem Schädel. Ventral verbinden sich die beiden Bogenspangen mit dem Atlaskörper. Dieser ist von ungefähr

dreiseitigem Querschnitt und bildet den untern Teil eines dorsal offenen Ringes. In diesem Halbring dreht sich der Condylus. Während an den dorsalgerichteten etwas verbreiterten freien Enden dieses Ringstückes nach oben die Bogen ansetzen und das Rückenmark umgreifen, spannt sich zwischen ihren median schauenden Fortsätzen eine bindegewebige Membran aus, das Ligamentum transversum atlantis, und zieht sich über die Dorsalfläche des Condylus occipitalis hinweg und hält diesen in seiner Lage. Der Atlaskörper ist auf seiner vordern Seite tief procöl und bildet die Gelenkfläche für den Condylus. Der Hinterrand ist mit dem Vorderrande des zweiten Halswirbels verschmolzen, sodaß auf Längsschnitten die beiden Körper nicht mehr als getrennte Massen erkannt werden.

Bei einem etwas ältern *Rhinophis* von ca. 6 cm Länge stoßen die Bogen dorsal zusammen, sind aber nur mit ihrem Hinterrande miteinander verwachsen. An der Berührungslinie sind sie ein wenig verbreitert und bilden eine caudal gerichtete Platte. An der Innenseite des lateralen Hinterrandes des Dachstückes beider Bogen bemerkt man eine schwache Einsenkung, das Zygantrum für den Keilfortsatz des Epistropheus. Nach unten verlängern sich die Bogen zu Säulen von ungefähr kreisförmigem Querschnitt. Diese Säulchen ruhen auf zwei kurzen halbmondförmigen Knorpelstücken, welche sich vom Atlaskörper abgespalten haben und dessen laterale Spangen darstellen. Links und rechts vom Condylus gelegen sind sie dorsal miteinander durch das Ligamentum transversum atlantis verbunden. Ihre ventral gerichteten Enden gehen in eine breite Bandmasse über und umfassen ventral den Condylus occipitalis. Der Atlas zeigt von vorn gesehen die Form eines sehnigen Ringes, dorsolateral durch zwei Knorpelspangen gestützt, welche ihrerseits die Widerlager für die Atlasbogen abgeben (Fig. 22). Die zentrale Knorpelscheibe des Atlaskörpers ist völlig abgelöst und hat sich zum Knorpelüberzug der Gelenkfläche des Epistropheus umgebildet. Obgleich sich nun auch hier der mittlere Teil des Atlaskörpers aus seinem ursprünglichen Verbande löst und sich wie bei den übrigen Schlangen mit dem zweiten Wirbel verbindet, so kommt es bei *Rhinophis* doch nicht zur Ausbildung eines Processus odontoideus, wie man ohne weiteres erwarten würde. Im Gegenteil, an der Stelle, wo man am Epistropheus von *Tropidonotus natrix* einen stumpfkegelförmigen, mehr oder weniger stark verknöcherten Vorsprung findet, finden wir hier trotz des Zuwachses an Material eine Vertiefung. Dieses eigentümliche Verhalten läßt sich folgendermaßen verstehen: Der

mächtig anwachsende und weit nach hinten ragende Condylus occipitalis verhindert die Ausbildung eines Zahnfortsatzes, und da der Hinterrand des Condylus im Gegensatz zu den übrigen Schlangen eine stark konvexe Fläche bildet, so ist selbstverständlich, daß die losgelöste Partie des Atlaskörpers, eingepreßt zwischen Condylus und Epistropheus, die Form einer konkav-konvexen Linse annehmen mußte. So treffen wir an Stelle einer Erhebung eine Vertiefung an (Fig. 22). Diese Einrichtung ist für den Schädel zweifellos von größter Bedeutung, da auch bei den grabenden Gymnophionen der Zahnfortsatz reduziert wird. Nach PETER (58) hängt das Fehlen eines Zahnfortsatzes und die rudimentäre Anlage des Atlaskörpers damit zusammen, daß beim Graben der Kopf nach allen Seiten gedreht werden muß; ein Zahnfortsatz würde jedenfalls die Beweglichkeit des Kopfes verringern. Trifft diese Überlegung für die Gymnophionen mit ihrem doppelten Condylus occipitalis zu, so muß dies bei unserm Beispiel in noch höherem Maße der Fall sein, da der restierende Atlaskörper auf ein kräftiges Sehnenband reduziert wird und den Condylus ähnlich einer Gelenkkapsel umschließt. Demnach stellt der Atlaskörper eine solide Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule her, ohne der Beweglichkeit des erstern Abbruch zu tun.

Eine Beschreibung des Atlas beim erwachsenen Tier ist nicht nötig; denn sie würde nur eine Wiederholung des oben Gesagten ergeben. Ich verweise auf beistehende Figuren (20 u. 21), von denen die eine einen Querschnitt, die andere den aus der Schnittserie rekonstruierten Atlas von *Rhinophis planiceps* darstellt.

b) Der Epistropheus.

Der zweite Wirbel zeigt große Übereinstimmung mit den übrigen Wirbeln der prä-sacralen Region. Er unterscheidet sich von diesen hauptsächlich dadurch, daß er mit dem losgelösten zentralen Teile des Atlaskörpers verschmilzt, der als eine dicke Knorpelschicht seine Gelenkfläche überzieht. Ferner ist sein Körper etwas kürzer als jener der übrigen Wirbel. Die Bogen verschmelzen schon früh zu einer dorsalen Platte, welche median eine kleine Protuberanz aufweist, den Processus spinosus. Die Präzygapophysen sind noch klein und schwach, stärker dagegen sind die Postzygapophysen ausgebildet. Der Körper ist nicht massiv, sondern besteht aus zwei ineinander gesteckten, kegelförmigen Knochenröhren, die an ihren freien Enden

durch Knorpelmassen miteinander verbunden sind. Die innere Röhre umschließt die Chordarest, die äußere bildet die Oberfläche des Wirbels (Fig. 22). Vom dritten Wirbel wird der Epistropheus durch eine dünne, aus hyalinem Knorpel bestehende Intervertebralscheibe getrennt. Gegen den Atlas hin kann eine solche auch auf ganz jungen Stadien nicht mehr aufgefunden werden. Die Processus transversi sind schmal und nach hinten gerichtet, während diejenigen der folgenden Thoracalwirbel nach vorn gerichtet sind. Da die Rippen fehlen, so weisen sie nur schwach ausgeprägte Gelenkflächen auf. Die Ventralseite des Körpers verlängert sich nach unten in eine relativ kräftige nach rückwärts gebogene Hypapophyse.

c) Wirbel des vordern Abschnittes der präsaacralen Region.

Die im Folgenden beschriebenen Wirbel (Fig. 23a, b, c) entstammen einem ausgewachsenen *Rhinophis planiceps* von 17 cm Länge und wurden verglichen mit den entsprechenden Wirbeln eines *Rhinophis trevelyanus* von 24 cm Länge. Auf die Unterschiede der Wirbel beider Arten verweise ich im Texte.

Der Körper des Wirbels ist procöl und besitzt eine Länge von 1,2 mm. An seinem Vorderrande ist er ziemlich breit, hinter der Gelenkfläche wird er beträchtlich schmaler und schwillt dann gegen den Gelenkkopf zu wieder an. Die Ventralfläche zeigt auf der Medianlinie eine kielartige Erhöhung, welche gegen das Caudalende des Körpers zu der kräftigen Hypapophyse auswächst. Gegen das Rostralende flacht sich der ventrale Kamm allmählich ab und gabelt sich, am Vorderrande der Gelenkgrube angelangt, in zwei fast rechtwinklig von der Stammlinie abstehende Zweige. Die freien Enden der Gabelung liegen ventrolateral von der Gelenkfläche des Körpers und verdicken sich zu zwei elliptischen Protuberanzen, welche den ventralen Rippenmuskeln zum Ansatz dienen. Auf der Vorderansicht des Wirbels erscheinen die Protuberanzen unterhalb der Querfortsätze als kleine Hervorragungen. Die Bogen entspringen an der Oberseite des Körpers, umschließen das Rückenmark und vereinigen sich dorsal in der Mittellinie. Der Durchmesser des Rückenmarkskanals erreicht den des Wirbelkörpers und zeigt im Gegensatz zu den meisten Ophidiern einen fast vierseitigen Querschnitt, während er sonst mehr oder weniger ausgesprochen halbmondförmig ist. In-

folgedessen erscheint der Rückenmarkskanal relativ sehr weit. Das Dachstück der Bogen ist nur mäßig gewölbt. An seinem Vorderende befinden sich die Zygosphene, welche wie bei *Tropidonotus natrix* weit auseinander stehen. Der Caudalrand der Bogen ist stark verbreitert und median eingekerbt. Die Verbreiterung wird durch die weitabstehenden Postzygapophysen hervorgerufen, an deren Innenseite man die Zygantren in Form von dreieckigen Vertiefungen erkennt. In ihrem hintern Viertel erhebt sich die Medianlinie zu einem niedrigen, doch deutlich erkennbaren Processus spinosus. Die Zygapophysen springen als kräftige Fortsätze von den lateralen Bogenteilen ab und flankieren den Rückenmarkskanal. Während die dorsalen und dorsolateralen Bogenteile merkwürdig dünn und zart sind, werden die basalen Bogenteile bedeutend verstärkt. Aus der vordern verdickten Partie der Bogenwand geht der Processus transversus hervor. Wie bei allen Schlangen ist er kurz und knorrig und trägt zum Ansatz der Rippe eine elliptische, aufrechtgestellte Gelenkfläche. Wie bei *Python* ist sie nicht einfach konvex, sondern sattelförmig; ihr dorsales Ende verlängert sich zu einem kurzen Vorsprung, an welchen das Tuberculum costae anlehnt. Nach unten zieht sich vom Hals des Processus transversus eine feine Leiste bis zu den elliptischen Muskelansätzen unterhalb der Gelenkgrube des Körpers, aufwärts sendet er einen Ausläufer in Form eines kielartigen Vorsprungs an die Außenseite der Präzygapophyse. Der strebepfeilerartige Fortsatz verdickt sich an seinem dorsalen Ende ebenfalls zu einem rundlichen Knoten, welcher wiederum als Muskelgriff Verwendung findet. Die Gelenkgrube ist tief konkav, ein wenig breiter als hoch. Der Gelenkkopf ist scharf vom Körper abgesetzt, obgleich ein eigentlicher Hals fehlt. Seiner Form nach ist er stark konvex, nahezu halbkuglig.

Seiner Gesamtform nach erweist sich der Wirbel der vordern Partie der präsaacralen Region als echter Schlangenvirbel von kurzer, kräftiger Gestalt, von nahezu gleicher Höhe und Breite, mit kräftigen, weit abstehenden Fortsätzen.

Die entsprechenden Wirbel von *Rhinophis trevelyanus* zeichnen sich durch einen kräftigern Bau aus und unterscheiden sich durch längere Hypapophysen, die in nach hinten konvexem Bogen vom Wirbelbogen abstehen.

Caudalwärts werden die Thoracalwirbel allmählich flacher, Dornfortsätze und Hypapophysen verschwinden, und die Wirbel gehen in

jene des lumbalen Teiles der Präsaclralregion über. Cranialwärts bleiben die Wirbel bis zum Epistropheus ziemlich unverändert.

d) Wirbel des Hinterabschnittes der Präsaclralregion.

Betrachten wir einen Wirbel der hintern Rumpfggend (etwa den hundertsten, Fig. 24a, b, c), so fällt uns vor allem eine Streckung des Wirbels in axialer Richtung auf. Außerdem wird die Farbe matter, und die Knochensubstanz zeigt sich von der der vordern Körperregion etwas verschieden. Sie verliert ihr kompaktes, hartknöchernes Aussehen und nimmt eine schwammige Struktur an. Der Wirbelkörper ist nicht mehr sanduhrförmig, sondern hat die Form eines Tubus mit etwas verbreitertem Vorderrande. Hinter der Gelenkgrube verengert sich der Körper um ein wenig und schwillt dann gegen das Caudalende fast unmerklich an, um mit einer stumpfen Rundung zu enden. An diese Wölbung schließt sich der Gelenkkopf ohne jede Andeutung eines Halses und ohne jede Verbreiterung an. Die Ventralseite des Körpers ist ziemlich flach, und dementsprechend ist auch die basale Wölbung des quergestellten Gelenkkopfes beträchtlich geringer als die dorsale. Von einer Hypapophyse ist keine Spur mehr wahrzunehmen. Ebenso sind die unter der Gelenkgrube gelegenen warzenförmigen Muskelgriffe gänzlich verschwunden. Auch die Dorsalseite des Wirbels unterscheidet sich so auffallend von der eines thoracalen Wirbels, daß es auch dem unbewaffneten Auge nicht schwer fällt, beide Wirbel auseinanderzuhalten. Von oben betrachtet stellen die beiden median verwachsenen Bogenhälften ein ziemlich breites Rohr dar, das hinten breiter ist als vorn und vor der Mitte eine schwache Einschnürung zeigt. Der Vorderrand des Bogens ist quer abgestutzt, der caudale Rand dagegen eingekerbt. Die Verwachsungslinie der beiden Bogenhälften läßt sich als mehr oder weniger deutliche, zuweilen auch ganz verwischte Naht von vorn nach hinten verfolgen. Zur Ausbildung eines Dornfortsatzes kommt es nicht mehr. Die Präzygapophysen sind kräftig ausgebildet, aber niedriger und stehen nicht mehr so stark seitlich vom Bogen ab wie bei den Wirbeln des vordern Abschnitts. Sie richten sich nach vorn und stellen sich fast parallel zur Längsachse des Bogens. Dafür aber überragen sie den vordern Rand des Bogens um mindestens die Hälfte ihrer Länge. Ihre Gelenkflächen sind nicht mehr auf der Innenseite gelegen und schräg nach außen gerichtet, sondern sie

sind ganz auf die Dorsalseite des Fortsatzes hinaufgerückt und schauen nach oben. Die schwächer ausgebildeten Postzygapophysen zeigen ein entgegengesetztes Verhalten wie die vorigen. Während ihre Gelenkflächen bei den vordern Wirbeln auf die Außenseite der Fortsätze zu liegen kamen und schräg nach innen und unten gerichtet waren, so werden sie hier dadurch, daß sich der Außenrand der Postzygapophyse nach unten umschlägt, an die Ventralfläche des Fortsatzes gedrängt. Die Richtungsänderung der Zygapophysen und ihrer Gelenkflächen verleihen dem ganzen Wirbel ein Gegräge, welches an die Verhältnisse bei den Gymnophionen erinnert (vgl. die Abbildung PETER's (58)]. Die Querfortsätze sind etwas gestreckter und bilden einen kurzen Hals für die aufgerichtete Gelenkfläche. Auch hier zieht sich vom Halse ein scharfkantiger Muskelvorsprung zur Präzygapophyse empor. Eine zweite mehr oder minder deutliche Leiste setzt sich hinter dem lateralen Rande der Gelenkgrube an, zieht unter dem Querfortsatz durch, folgt der Bogenbasis nach hinten und verliert sich in der Nähe des Gelenkkopfes. Von vorn gesehen ist der Wirbel breiter als hoch, der vordere Bogenrand fast horizontal und beinahe in einer Flucht mit den Präzygapophysen. Das Bogendach ist noch zarter geworden, und die Zygosphene können kaum noch wahrgenommen werden. Dementsprechend ist der Rückenmarkskanal sehr weit und von vierseitigem Querschnitt. Die Gelenkgruben sind querelliptisch; ihre Achsen verhalten sich wie 1:1,7.

Tabelle 2.

Wirbelmaße in mm.

Präsacralregion	<i>Rhinophis trevelyanus</i>		<i>Rhinophis planiceps</i>	
	Thoracal	Lumbal	Thoracal	Lumbal
Gesamthöhe des Wirbels, vorn	1,470	0,840	1,120	0,840
Höhe des Bogens	0,700	0,420	0,560	0,490
Höhe der Gelenkgrube	0,770	0,420	0,560	0,350
Breite des Bogens	0,630	0,630	0,630	0,560
Breite samt Proc. trans.	1,680	1,540	1,330	1,050
Breite an den Präzygapophysen	2,030	1,820	1,680	1,400
Breite der Gelenkgrube	0,840	0,630	0,630	0,630
Höhe des Gelenkkopfes	0,700	0,420	0,496	0,280
Länge der Hypapophyse	0,280	0	0,140	0
Gesamthöhe des Wirbels, hinten	1,820	1,680	1,260	0,840
Länge des Wirbelkörpers	1,470	1,962	1,190	0,984

Als bemerkenswerten Unterschied im Vergleiche zu den lumbalen Wirbeln von *Rhinophis planiceps* muß für die hintern Präsacralwirbel von *Rhinophis trevelyanus* hervorgehoben werden, daß sie nicht nur relativ länger sind, sondern auch absolut die Wirbel der vordern Rumpfregeion um ein Viertel ihrer Länge übertreffen (s. Tabelle 2).

e) Die Postsacralregion.

Da keine Extremitäten mehr ausgebildet werden und da jede Andeutung eines Beckenrudiments fehlt, so kann von einem Sacralwirbel oder von einer Sacralregion nicht gesprochen werden. An die Präsacralregion schließt sich unvermittelt die postsacrale oder caudale Region, welche sich nur aus wenigen Wirbeln zusammensetzt und darum wohl am zweckmäßigsten in ihrer Gesamtheit geschildert wird.

Von vorn nach hinten nehmen die Postsacralwirbel an Größe ab. Sie unterscheiden sich von den Präsacralwirbeln dadurch, daß ihnen freie Rippen fehlen. Eine eigentümliche Veränderung erfahren dagegen die Processus transversi. Die Querfortsätze der 6 vordersten Caudalwirbel spalten sich in einen dorsalen und einen ventralen Ast und umgreifen bogenförmig die zwischen ihnen gelegenen Lymphherzen (Lymphapophysen). Die folgenden Wirbel zeigen noch eine leichte Gabelung ihrer Querfortsätze, welche aber bald verschwindet. Die Zygapophysen werden breit, rücken bis etwa auf die Hälfte der Bogenhöhe herunter und kommen dicht über die Lymphapophysen zu liegen. Auf der Dorsalseite der Bogen treten die Processus spinosi wieder auf. Ventral beginnen dicht hinter der Gelenkgrube des Wirbelkörpers lange und auffallend kräftige Hypapophysen, welche fast senkrecht oder doch nur wenig nach hinten gebogen abwärts steigen. Die Hypapophysen beginnen am ersten postsacralen Wirbel, nehmen an den folgenden Wirbeln an Länge zu und erreichen das Maximum ihrer Länge beim achten Wirbel, wo ihre Länge der Höhe des Wirbelkörpers gleichkommt. Gegen das Ende des Schwanzes hin werden sie allmählich wieder kleiner. Die letzten Hypapophysen besitzen die Form kurzer, breiter Stümpfe, deren freies Ende eine leichte Gabelung aufweist, wohl ein Anklang an die doppelten Hämapophysen der übrigen Ophidier. Die Körper der drei letzten Wirbel sind miteinander verschmolzen. Ihre Bogen sind bei jungen Exemplaren noch schön ausgebildet. Beim erwachsenen Tiere werden sie in dorsoventraler Richtung ab-

geflacht, infolge des Druckes, den das von der Dorsalseite her sich bildende Caudalschild ausübt. Die Wirbelkörper selbst verkümmern, sodaß am letzten Wirbel kaum mehr ein eigentlicher Körper erkannt werden kann. Seine Hypapophyse ist sehr flach und teilt sich der Länge nach in zwei Teile, welche dicht nebeneinander verlaufen und eine Art Fuß bilden, dem wahrscheinlich funktionelle Bedeutung zukommt. Seiner Form nach erscheint er sehr dazu geeignet, das Körperende gegen die Unterlage anzustemmen. Am erwachsenen Tiere erkennt man nur ein langgezogenes unpaares Mittelstück, welches an seinem Hinterrande mit dem bis zur Ventralfläche ragenden und etwas nach vorn umgebogenen Rande des Caudalschildes verschmilzt. An seiner Verwachsungsstelle verbreitert es sich gabelförmig und erhebt sich zu zwei rauen Protuberanzen. Diese dienen der äußerst kräftig entwickelten Schwanzmuskulatur zum Ansatz. In ähnlicher Weise werden auch die Querfortsätze stark in die Länge gezogen und nehmen festen Halt an den Seitenrändern des Caudalknochens. Sie erreichen die doppelte Länge der übrigen Processus transversi. Die Querfortsätze des zweitletzten Wirbels sind etwas kürzer. Ihr freies Ende ist schwach verbreitert und etwas eingebuchtet. Die Querfortsätze lehnen an den Caudalknochen an, ohne aber mit ihm zu verschmelzen. Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die Querfortsätze der vorhergehenden Wirbel (Fig. 26).

Als eine Erscheinung ganz seltener Art im Stamme der Ophidier ist das Auftreten des knöchernen Schwanzschildes zu betrachten, wie es bei den Rhinophiden zur Ausbildung gelangt. Es ist unbegreiflich, daß dieser Knochen, der doch eine recht ansehnliche Größe von mehreren mm erreicht, von den frühern Beschreibern der Rhinophiden übersehen werden konnte.

Im erwachsenen Zustande stellt dieser interessante Knochen ein flachgewölbtes Schild dar (Fig 25). Er erreicht eine Länge von 4 mm und eine größte Breite von 3 mm. Sein oraler Rand ist etwas abgestutzt und zieht sich links und rechts von der Wirbelsäule in eine stumpfe Spitze aus, an welchen die dorsale Schwanzmuskulatur angreift. Entsprechend der Form des äußern Caudalschildes spitzt sich sein Hinderrand zu und verlängert sich zu einer kurzen, stumpfen und ventral gerichteten Spitze. Die Dicke des Knochens beträgt 0,5 mm.

Die Oberfläche des Caudalknochens ist sehr rauh und erweckt bei Betrachtung mit der Lupe den Eindruck, als ob er aus schuppen-

artigen oder schollenartigen Knochensplittern entstanden sei, die sich aneinander gestaut und dachziegelartig übereinander gedrängt worden und so mit ihren Rändern verschmolzen seien. Am Grunde jeder Scholle finden sich feine Öffnungen, die teils den Ausführgängen der Ernährungskanäle entsprechen, teils aber nach den Sinneshöhlen des Schildes führenden Nervenfasern zum Durchtritt dienen. Von der Ventralfläche betrachtet hat der Caudalknochen durch die Art seiner Verbindung mit den Wirbeln einige Ähnlichkeit mit dem von unten gesehenen Carapax der Chelonier. Er beginnt am Schwanzende und überdeckt die sechs letzten postsacralen Wirbel, somit die Hälfte der Schwanzregion (Fig. 26). Wie aber aus Schnitten ersichtlich, ist er nur mit den zwei oder drei letzten Wirbeln direkt verbunden und zwar in der Art, daß nicht der ganze dorsale Bogen teil mit ihm in Verbindung tritt, sondern nur die Dornfortsätze. Die Bogen bleiben auch beim erwachsenen Tiere frei. Da die Dornfortsätze sehr kurz und schwach sind, so können sie nicht in den Knochen eindringen, sondern reichen nur an die Oberfläche desselben heran. Eine feste Verbindung kommt aber dadurch zustande, daß das zwischen Dornfortsatz und Caudalschild liegende Bindegewebe sekundär verknöchert. Außerdem verbinden sich die jochartig ausgezogenen Querfortsätze mit dem lateralen Rande und die ebenfalls Pfeilerartig nach hinten ragende mit dem Körperrudiment verbundene Hypapophyse des letzten Wirbels mit dem caudalen Rande des Schwanzschildes. So entsteht nun ein starkes kreuzförmiges Stützgerüst, das trotz der Kleinheit der Wirbel imstande ist, die relativ mächtige Knochenplatte zu tragen und das den Namen eines caudalen Sacrus mit Recht verdient.

Betrachtet man den Caudalknochen im Querschnitt (Fig. 27), so erweist er sich nicht als eine massive Platte, sondern er wird von einem komplizierten, mehr oder weniger bilateralsymmetrisch angeordneten Höhlensystem durchsetzt. Das ganze Schild wird dorsal von zwei Höhlen durchzogen, welche von vorn nach hinten verlaufen und durch eine mediane Scheidewand voneinander getrennt sind. An diese zwei Haupthöhlen reiht sich lateral ein System kleiner Hohlräume, die unter sich und mit den median gelegenen großen Höhlen kommunizieren. Das Höhlensystem dient wohl außer Ernährungs Zwecken in erster Linie zur mechanischen Festigung des ganzen Apparats.

Über die Art der Entstehung des Schwanzschildes kann ich Folgendes mitteilen: Legt man durch das Schwanzende eines jungen

Rhinophis Querschnitte, so bemerkt man über der Wirbelsäule zwei schwache Knochenspangen, welche sich aus der zu innerst gelegenen Partie der Cutis des hornigen Caudalschildes absondern. Außerdem bemerkt man an andern Stellen des skeletogenen Gewebes schwache Knochenkerne, welche zu Platten auswachsen und untereinander verschmelzen.

Aus der Entstehungsweise des caudalen Schildknochens geht deutlich hervor, daß dieses Skeletstück nicht dem primären Achsen skelet angehört, sondern eine exoskeletale Bildung ist, die erst sekundär mit dem Stammes skelet in Beziehung tritt und deren Bedeutung in einer mechanischen Festigung des Schwanzes zu suchen ist. Es wäre daher richtiger gewesen, dieses Derivat der Körperhaut auch der Beschreibung des Integuments anzugliedern, da aber dieser Skeletteil im erwachsenen Zustand so innig mit der Wirbelsäule verschmolzen ist und ihr geradezu ein aberrantes Gepräge verleiht, so habe ich die Beschreibung dieses Knochens derjenigen des Schwanzskelets angefügt.

Fragen wir nach der phylogenetischen Bedeutung des schildförmigen Schwanzknochens, so ist bis jetzt, soweit ich die Literatur übersehen kann, bei keiner andern Schlangengattung ein ähnlicher Befund konstatiert worden. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß bei den übrigen Gattungen der Familie der Uropeltaceen, soweit dieselben ein Schwanzschild an ihrem Körperende tragen, ähnliche Bildungen vorkommen. Nehmen wir diese Vermutung als bestätigt an, dann würde sich nicht nur für die Gattung *Rhinophis*, sondern für die ganze Familie ergeben, daß sie sich durch dieses Merkmal von den übrigen Schlangen unterscheidet. Offenbar liegt hier nicht ein alter von den Vorfahren übernommener Besitz vor, sondern eine Neubildung, die erst in relativ neuerer Zeit erworben wurde. Das Auftreten eines neuen Skeletstückes in einer Körperregion, wo man im allgemeinen nur Degenerations- und Reduktionserscheinungen anzutreffen gewohnt ist, spricht sehr zugunsten der Auffassung, daß die Uropeltaceen und speziell das Genus *Rhinophis* nicht als primitive Schlangenformen aufgefaßt werden dürfen, sondern daß sie wenigstens in bezug auf manche Organe in Anpassung an eine grabende Lebensweise extrem modifizierte und spezialisierte Formen des Ophidier-typus darstellen.

3. Beziehungen zwischen der Wirbelsäule von *Rhinophis planiceps* und *Typhlops mülleri*.

Es war J. MÜLLER, der in seiner Abhandlung über die Schlangen mit einem Hornschild an ihrem Körperende (54) auf Grund der vergleichenden Anatomie die Gattung *Rhinophis* von der Familie der Typhlopidae trennte und sie mit der Gattung *Uropeltis* zu der Familie der Uropeltaceen vereinigte. Er schreibt: „Die Anatomie von *Rhinophis punctata* hat mich gelehrt, daß diese Gattung nicht allein von *Typhlops* ganz verschieden ist, sondern in den meisten anatomischen Verhältnissen, namentlich im Bau des Schädels und des ganzen Skelets abweicht und zwischen *Typhlops*, *Amphisbaena* und *Tortrix* mit *Uropeltis* einer eigentümlichen Familie dieser blödsichtigen Schlangen zum Typus dienen muß.“ J. MÜLLER stützt nun sein Vorgehen, abgesehen von einigen äußern Merkmalen, allein auf die Vergleichung des Schädels der beiden Gattungen *Rhinophis* und *Typhlops*. Daß ihm Unterschiede im Bau des übrigen Skelets aufgefallen sind, geht aus dem oben zitierten Satze hervor. Er hat es jedoch unterlassen, eine Vergleichung des Stammeskelets der in Frage stehenden Formen durchzuführen.

Schon aus diesem historischen Grunde scheint es mir von Interesse zu sein, eine Vergleichung der Achsenskelete an je einem Vertreter beider Gattungen zu versuchen. Zudem stehen Rhinophiden und Typhlopiden unter gleichen Lebensbedingungen und nähern sich in bezug auf äußere Körperform und Färbung des Schuppenkleides so sehr, daß es oft schwer ist, beide Gattungen auf den ersten Blick voneinander zu unterscheiden. So wird man denn unwillkürlich zu der Frage gedrängt, ob sich solche Konvergenzanalogien, wie sie im äußern Habitus dieser Schlangen zum Ausdruck kommen, auch in der Differenzierung der Wirbelsäule geltend machen. Daher möchte ich es nicht unterlassen, auf diese Frage einzutreten, und sie zu beantworten suchen. Zum Vergleiche benutzte ich eine *Typhlops mülleri* von ca. 40 cm Länge.

Vergleicht man die Wirbelsäule eines *Rhinophis planiceps* mit der eines *Typhlops mülleri*, so läßt sich in ihrem Gesamtbau eine große Ähnlichkeit konstatieren. Bei beiden Formen nimmt die Prä-sacralregion weitaus den größten Teil der Wirbelsäule in Anspruch; die Schwanzregion ist dagegen auf höchstens ein Dutzend Wirbel reduziert. Bei *Typhlops* sind die Wirbel etwa zweimal so groß wie bei *Rhinophis* und kräftiger gebaut. Da aber die gleiche Wirbelzahl

auf nahezu doppelte Körperlänge zu rechnen ist, so stimmen die Wirbel doch bei beiden Formen in ihrer relativen Größe überein. Die Zygapophysen sind durchwegs kräftig entwickelt und stehen weit vom Körper ab, während sowohl die dorsomedialen als auch die ventromedialen Fortsätze bei beiden Arten relativ klein und unbedeutend sind oder auch ganz fehlen. Hier wie dort unterscheiden sich die vordern Präsacralwirbel von den hintern in der Art, daß die erstern einen kompressen Körper besitzen und daher von oben betrachtet gleichbreit oder breiter als lang erscheinen, während die mehr rückwärts gelegenen umgekehrt eher in die Länge gezogen sind. Eine scharfe Grenze zwischen der vordern und der hintern Partie kann weder bei der einen noch bei der andern Schlange gezogen werden, sondern beide Wirbelformen gehen ineinander über. Am ehesten läßt sich bei *Rhinophis* eine Grenze angeben, wo die ersten 36 Wirbel durch lange Hypapophysen und wenigstens wahrnehmbare Dornfortsätze ausgezeichnet sind. Die Zygapophysen der vordern Präsacralwirbel von *Typhlops* stehen fast rechtwinklig vom vordern Rande des Körpers ab, sind schmaler als bei *Rhinophis*, mit sehr scharf markierten Gelenkflächen und senden von ihrer Außenseite einen ziemlich langen, kegelförmigen Fortsatz aus. Bei *Rhinophis* finden wir solche Fortsätze als kaum sichtbare Höckerchen angedeutet. Von Dornfortsätzen kann bei *Typhlops* nicht gesprochen werden, wogegen solche bei *Rhinophis*, wenn auch winzig klein, doch deutlich erkennbar, angelegt sind. Imponiert die Ventralfläche des Wirbelkörpers von *Rhinophis* durch eine verhältnismäßig große, hakenförmig nach hinten gerichtete Hypapophyse, so finden wir bei *Typhlops* nur eine niedrige, medial von dem Gelenkkopf nach vorn verlaufende Leiste.

Auch die Wirbel der Lumbalregion zeigen gewisse Differenzen. So ist der Wirbelkörper von *Rhinophis* von vorn bis hinten nahezu gleich breit und geht ohne jede Einschnürung in den Gelenkkopf über. Bei *Typhlops* hingegen sehen wir den Körper dicht hinter der Gelenkgrube eingeschnürt, sodaß sich letztere schalenartig abhebt, und hinten trennt sich der Gelenkkopf vermittels eines kurzen scharf abgesetzten Halses vom Körper ab. Unterhalb der Querfortsätze am ventrolateralen Rande der Gelenkgrube finden wir bei letzterer je ein kleines Höckerchen zum Ansatz der Muskulatur, welches bei *Rhinophis* fehlt. Die Präzygapophysen stehen stark seitlich vom Körper ab und reichen nicht über den vordern Rand des Körpers hinaus. Bei *Rhinophis* nähern sich die Präzygapo-

physen der Längsachse des Wirbels und überragen dessen Vorder-
rand um die Hälfte ihrer Länge.

Beträchtlichere Unterschiede zeigen die Wirbel, welche als sogenannte Cervicalregion die Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule vermitteln. Der Atlas von *Typhlops* besitzt einen flachen, schmalen, ringförmigen Wirbelkörper, dessen zentraler Teil ähnlich wie bei *Tropidonotus* mit dem Epistropheus zum Processus odontoideus verschmolzen ist. Die lateralen Partien des Körpers sind kräftig entwickelt und an ihrem dorsalen Ende verbreitert. Der distal gerichtete Vorsprung des verbreiterten Endes entspricht dem Processus transversus, an dem proximalen inseriert das Ligamentum transversus atlantis. Über dem Körper umschließen die Bogen in ziemlich flacher Wölbung den Rückenmarkskanal, wodurch letzterer einen halbmondförmigen Querschnitt erhält. Sehr kräftig ist das Basalstück des Atlaskörpers entwickelt und erinnert an die Verhältnisse bei *Tropidonotus*, indem an der Ventralfläche auch der Ansatz einer Hypapophyse nicht fehlt. Einen großen Gegensatz zu dem eben beschriebenen Wirbel bildet der Atlas von *Rhinophis*. Hier wird der ganze Knochenring auf die lateralen Stücke, auf welchen die Bogen montiert sind, reduziert. Sein Basalstück löst sich bis auf die Randzone auf und umschließt als breites Ligament den Condylus occipitalis. Die Bogen sind hoch gewölbt und verleihen dem Rückenmarkskanal einen rundlichen bis vierseitigen Querschnitt.

Infolge der verschiedenartigen Ausbildung des ersten Wirbels erfahren auch die zweiten Veränderungen, die sie auf den ersten Blick voneinander unterscheiden. Der Epistropheus zeigt nicht den procölen Bau der übrigen Wirbel; an Stelle der Gelenkgrube entsteht der Processus odontoideus als eine kuppelartige Erhöhung. Bei *Rhinophis* dagegen hat auch der Epistropheus procölen Charakter. Seine Gelenkgrube zeichnet sich aber durch größere Dicke ihres Wandbelages aus, da sozusagen die ganze Masse des Atlaskörpers an ihrem Aufbau Anteil nimmt. Die Bildung eines Zahnfortsatzes wird aber durch den mächtigen Condylus occipitalis unterdrückt.

Die Schwanzwirbelsäule besteht bei *Typhlops* aus 9 freien Wirbeln. Eine Verwachsung der Körper oder Fortsätze konnte ich nicht wahrnehmen. Auch der zweitletzte sehr kleine Wirbel ist noch deutlich ausgebildet und besitzt einen deutlichen Gelenkkopf, seitlich abstehende Querfortsätze und schräg nach außen gerichtete Zygapophysen. Die 4 ersten Postsacralwirbel fallen durch ihre langen, fadendünnen und stark rückwärts gerichteten Lymphapo-

physen auf. Die Processus costotransversarii der folgenden Wirbel werden kürzer und verschwinden schließlich ganz. Hypapophysen fehlen, während sich Spuren von Dornfortsätzen noch erkennen lassen. Bei *Rhinophis* zählten wir 5—6 Wirbel mit kurzen, aber kräftigen Lymphapophysen. Die letzten Wirbel verwachsen untereinander und treten in innige Beziehung mit dem schildförmigen Dermalknochen des Schwanzes.

Betrachten wir noch einmal kurz das Ergebnis der obigen Vergleichung: *Typhlops* und *Rhinophis* haben, was den Gesamtbau der Wirbelsäule anbelangt, viele Züge gemeinsam, im Besondern aber weichen sie in mehreren Punkten voneinander ab. *Typhlops* weist einen allgemeineren Bau auf und nähert sich somit mehr dem Typus der Wirbelsäule der übrigen Schlangen. *Rhinophis* schlägt einen besondern Weg in der Differenzierung des Achsenskelets ein und entfernt sich weiter vom allgemeinen Typus. Die Abweichungen betreffen hauptsächlich die Cervicalregion und die Schwanzregion und sind bedingt durch die funktionelle Umgestaltung der Körperenden.

4. Beziehungen der Wirbelsäule der grabenden Schlangen zu derjenigen der übrigen Schlangen.

Nachdem wir die Wirbelsäule dieser beiden in ihrem äußern Habitus und auch in der Lebensweise ähnlichen Schlangen miteinander verglichen haben, mag auch die Wirbelsäule der normalen Schlangen zum Vergleich herangezogen werden und die Skelete von *Tropidonotus natrix* und *Python bivittatus*, als typischen Vertretern der oberirdisch lebenden Schlangen, denen von *Rhinophis* und *Typhlops* entgegengesetzt und auf Gleichheit und Verschiedenheit hin untersucht werden.

a) Wirbelsäule von *Tropidonotus natrix*.

Die Wirbel der präasacralen Region sind, ausgenommen die zwei Halswirbel und die nächstfolgenden Wirbel, von ungefähr gleicher Größe. Die Dornfortsätze ziehen gleichmäßig von vorn nach hinten als aufrechte, horizontal abgestützte Platten über den Rücken hinweg und erstrecken sich auch über die postsacrale Region bis zur Schwanzspitze. Die Hypapophysen reichen ebenfalls bis zur postsacralen Region. Vorn erreichen sie ihre größte Länge und nehmen nach hinten stetig ab. Am ersten Postsacralwirbel spalten sie sich

der Länge nach und werden zu Hämapophysen, die als annähernd parallele, vertikal absteigende, langgestreckte Platten sich bis zum letzten Wirbel erstrecken. Die 4—6 ersten Postsacralwirbel besitzen ziemlich lange, hufeisenförmige Lymphapophysen, welche nach hinten in anfänglich gegabelte, dann aber einfache Processus costotransversarii übergehen. Die Zahl der präsaclalen Wirbel beträgt ca. 147; die postsacrale Region setzt sich aus ca. 60 Elementen zusammen.

b) Wirbelsäule von *Python bivittatus*.

Die Wirbelsäule setzt sich aus 200 Wirbeln zusammen, wovon die 50 letzten der postsacralen Region angehören. Die hinter dem Kopfe gelegenen Wirbel sind ziemlich kurz, erreichen aber bald ihre größte Länge, welche bis in die Nähe der Postsacralregion beibehalten wird und dann ganz allmählich abnimmt. Die Bogen sind ungemein kräftig und dickwandig und reduzieren den Rückenmarkskanal auf einen relativ engen Gang von mondförmigem Querschnitt. Die Dornfortsätze der 12 ersten Wirbel sind lang und schmal, nach oben etwas zugespitzt; die folgenden sind kürzer und breiter, wie bei *Tropidonotus* abgestutzt und erstrecken sich, nach hinten stetig abnehmend, bis zur Schwanzspitze. Die Hypapophysen sind an den vordern 60 Wirbeln sehr lang, nehmen dann rasch an Größe ab und bilden in der hintern Körperregion nur noch niedrige stumpfe Leisten, die sich caudalwärts mehr und mehr verwischen. Die Caudalregion ist durch lange, doppelte Hämapophysen ausgezeichnet. Deutlich gegabelte Lymphapophysen kommen nur den 4 ersten Postsacralwirbeln zu. Die übrigen besitzen verlängerte, anfänglich noch schwach gegabelte, dann aber einfache, schräg nach unten gerichtete Processus costotransversarii. Außerdem zeichnet sich das Skelet von *Python* durch den Besitz eines Beckenrudiments aus, das sich nach MAYER aus 5 Knöchelchen jederseits zusammensetzt.

Atlas und Epistropheus sind bei *Tropidonotus* und *Python* gleich ausgebildet, ersterer mit ringförmigem unvollständigem Körper, der sich aus zwei lateralen und einem basalen Stück zusammensetzt, letzterer durch den Processus odontoideus von den übrigen Wirbeln unterschieden.

Schon zwischen *Python* und *Tropidonotus* zeigen sich im Bau der Wirbelsäule gewisse Abweichungen, ganz abgesehen von der Anzahl der Wirbel, welche sogar innerhalb der Gattungen und Arten

beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Die Unterschiede beruhen vorwiegend in der Ausbildung der Bogen und der medialen Fortsätze. Bei den Riesenschlangen sind die Bogen außerordentlich kräftig und beeinflussen merklich die Weite des Rückenmarkskanals. Bei *Tropidonotus* erscheint letzterer relativ sehr weit, weil die Bogen verhältnismäßig schwach ausgebildet sind. Noch größere Differenzen ergeben sich aus dem Vergleich der dorsomedialen und der ventromedialen Fortsätze. *Python* und *Tropidonotus* verhalten sich insofern ähnlich, als bei beiden die Processus spinosi sich über die ganze Wirbelsäule bis zur Schwanzspitze erstrecken. *Python* weicht insofern etwas ab, als die Dornfortsätze der 12 ersten Wirbel sehr lang und hakenförmig ausgebildet sind. Bei *Typhlops* fehlen die Dornfortsätze ganz oder sind kaum angedeutet. Bei *Rhinophis* besitzen die 36 ersten Wirbel der Präsaclalregion solche in Form niedriger Leisten; ebenso sind die Wirbel der Caudalregion durch den Besitz von Dornfortsätzen ausgezeichnet. Allerdings sind diese so klein, daß es schon ziemlich starker Vergrößerung bedarf, um sie wahrnehmen zu können. Die Hypapophysen von *Python* zeigen ebenfalls ihre Besonderheiten, indem die der ersten 60 Wirbel sehr lang sind, dann aber rasch kürzer werden, bis sie in der Gegend des Afters ganz verschwinden. *Typhlops* hat an Stelle der Hypapophysen nur langgestreckte Erhebungen. Auch hier ist es wiederum *Rhinophis*, welche sich am meisten von dem normalen Zustande entfernt. An den vordern Präsaclalwirbeln sind die ventralen Fortsätze sehr lang, verschwinden aber gegen die Körpermitte hin gänzlich und treten erst in der postsaclaral Region noch einmal als starke, vertikal nach unten gerichtete Fortsätze auf. Wirkliche Hämapophysen fehlen, wenngleich die leichtgegabelte Verbreiterung der freien Enden der Hypapophysen die Neigung hierzu verrät. Hierin nähert sich *Rhinophis* mehr den Pythoniden, was bei der verschiedenen Lebensweise beider Schlangengattungen recht bemerkenswert ist, jedoch verständlich wird, sobald man die Wirbelsäule im Zusammenhange mit der Muskulatur betrachtet. Ganz eigentümlich und abweichend von den übrigen Schlangenformen verhält sich *Rhinophis* in der Ausbildung der Cervical- und der letzten Caudalwirbel. Während bei *Tropidonotus*, *Python* und *Typhlops* der Atlas verhältnismäßig gut entwickelt ist, d. h. wenigstens einen ringförmigen Körper besitzt, der sich aus einem basalen und zwei lateralen Stücken aufbaut und nur den chordal gelegenen Körperteil als Zahnfortsatz an den zweiten Halswirbel abgibt, reduziert sich der Körper bei *Rhinophis* auf die

zwei Knorpelspangen, welche den Bogen zur Stütze dienen, und ein starkes Ligament, das als letzter Rest des Basalkörpers den Condylus ventral umschließt. Der Epistropheus, bei den drei erstgenannten Gattungen mit deutlichem Processus odontoideus, zeigt bei *Rhinophis* eine konkave Gelenkgrube. Sie fällt besonders auf Schnitten durch die Mächtigkeit ihres knorpiligen Wandbelages auf und zeigt deutlich, daß der größte Teil des Atlaskörpers mit ihr verschmolzen ist und die Hauptmasse der Gelenkfläche bildet. Die Caudalregion, in der bei allen betrachteten Formen die Wirbel kleiner werden und mehr oder weniger verkümmern, zeichnet sich bei *Rhinophis* durch Verwachsung der letzten Wirbel zu einem Caudalsacrum aus, das mit den Caudalknochen in Beziehung tritt und ein Stützgerüst eigenster Art bildet und den Schwanzstummel befähigt, sich mit großer Kraft an die Unterlage anzustemmen.

Schon dieser grobe und auf wenige Punkte beschränkte Vergleich zeigt deutlich, daß die Lebensweise auch auf das starre und im allgemeinen wenig plastische Achsenskelet von unverkennbarem Einfluß ist und speziell bei den grabenden Formen Veränderungen hervorruft, die nicht von vornherein erwartet werden würden. Allerdings stehen die Modifikationen der Wirbelsäule in keinem Vergleiche zu den Differenzierungen, die das beweglichere und leichterflüssige Kopfskelet infolge verschiedener Lebensweise erfährt. Als Richtlinien, nach welchen die Modifikation der Wirbelsäule bei den Wülschlangen, speziell bei der Gattung *Rhinophis*, tendiert, möchte ich bezeichnen: Reduktion der Gesamtwirbelzahl, besonders aber äußerste Beschränkung in der Caudalregion; mehr oder weniger deutlich ausgesprochene Neigung zur Regionenbildung und eigentümliche Ausbildung der Enden des Achsenskelets im Sinne größerer Beweglichkeit und größerer Festigkeit.

Zum Schluß dieses Kapitels soll noch auf die Frage eingetreten werden, worin denn die Ursachen zu suchen sind, welche die eigenartige Umgestaltung der Wirbel von *Rhinophis* bedingen.

Die Aufzeichnungen über die Lebensweise dieser merkwürdigen Geschöpfe sind sehr dürftig. Lange Zeit wußte man gar nicht, woher die Tiere eigentlich stammten. Erst PETERS, BOULENGER und GÜNTHER vermochten bestimmte Angaben über die Heimat der Rhinophiden zu geben, und auch jetzt weiß man von diesen Schlangen nur, daß sie vivipar sind, einige Fuß tief unter der Erdoberfläche leben und sich von Insecten und kleinen Würmern ernähren.

Sind wir nun auch nicht über die Lebensweise der Rhinophiden unterrichtet, so erlaubt uns die vergleichende Anatomie dieser Tiere doch die Veränderungen festzustellen, die der ganze Organismus sowie dessen Teile in Anpassung an das veränderte Medium erfahren hat. Greifen wir das Skeletsystem heraus und versuchen wir uns darüber Rechenschaft zu geben, welches die Faktoren gewesen sein mögen, die imstande waren, die normale Schlangenwirbelsäule in der oben beschriebenen Weise umzugestalten.

Dadurch, daß sich die Rhinophiden unter die Erdoberfläche zurückzogen, vertauschten sie die kriechende Bewegung in einer Ebene (Kriechen an der Oberfläche) mit der zweifellos komplizierteren und schwierigeren Kriechbewegung unter der Erde in einem harten und widerstandsreichen Medium. Die Anbequemung an eine andere Art der Ernährung und an eine schwierigere Art der Fortbewegung mußte auch eine Reihe von Umgestaltungen und Veränderungen zur Folge haben, die den ursprünglichen Schlangenbau stark verwischten. So wird der Körper drehrund, die Schuppen an den Körperenden wachsen zu großen Schildern aus. Dagegen unterbleibt die Differenzierung der Körperschuppen in eine besonders breite und die Bewegung auf einer Fläche erleichternde Ventralreihe, weil der Körper allseitig vom Medium umgeben ist und dieses auch allseitig als Stützfläche benutzt werden kann, sodaß eine besondere Betonung der Bauchschilder wertlos wäre. Daß bei all den Veränderungen, welche der Körper äußerlich erfahren hat, auch der Bewegungsapparat und zwar sowohl der aktive als auch der passive, nicht in seiner ursprünglichen Ausgestaltung bestehen konnte, ist wohl selbstverständlich.

SMALIAN weist in seinen Beiträgen zur Anatomie der Amphisbaenen (70) ausdrücklich auf den Zusammenhang zwischen Muskel- und Skeletsystem hin und betont, daß die gleichmäßige Ausbildung des Hautmuskelschlauches bei Amphisbaenen eine Rückbildung der an sich ungleichmäßigen Skeletmuskulatur bedinge, und da die Knochenfortsätze unter dem Muskelzug entstanden sind, mache sich mit der Rückbildung der aktiven Bewegungsorgane auch eine regressive Metamorphose der Wirbelfortsätze geltend.

Untersucht man *Rhinophis* auf das Verhalten des aktiven Bewegungsapparats, so zeigt schon die oberflächliche Betrachtung eine verschiedene Entwicklung der Muskulatur in den verschiedenen Abschnitten des Körpers. Die stärkste Ausbildung der Muskulatur finden wir dicht hinter dem Kopfe in der Halsregion und den an-

grenzenden Partien der vordern Präsaclalregion, die so weit getrieben werden kann, daß nicht nur der Kopf ohne Bildung eines Halses in den Rumpf übergeht, sondern daß an Stelle des Halses eine Anschwellung des Rumpfes tritt, wie schon GÜNTHER (28) beschrieben hat. In der Gegend des Herzens nimmt die Muskulatur beträchtlich ab und sinkt vor der Analgegend auf das Minimum, um noch einmal in der Caudalregion als Schwanzmuskulatur zu starker Entfaltung zu gelangen. Ich muß darauf verzichten, an dieser Stelle näher auf das Muskelsystem von *Rhinophis* einzugehen, so dankbar ein Vergleich mit den übrigen wühlenden Formen der Ophidier und besonders nach den Amphisbaenen hin sein müßte. Ich beschränke mich darauf, als Illustration zu dem Gesagten 3 Querschnitte durch die verschiedenen Abschnitte des Körpers zu geben, wovon der eine dicht hinter dem Kopfe, der zweite der Nierengegend und der dritte endlich der Caudalregion entnommen ist (Fig. 28a, b, c). Aus denselben geht ohne weiteres hervor, daß das Schwergewicht des aktiven Bewegungsapparats sich nicht gleichmäßig über den ganzen Rumpf erstreckt, sondern daß es nach den Endpunkten desselben verlegt ist; an das Vorderende, um den Kopf sowohl drehend als stoßend bewegen zu können, an das Hinterende, um durch kräftiges Anstemmen des Schwanzstummels den langgestreckten Körper vorwärts zu schieben.

Die Wirbelsäule von *Rhinophis* gibt uns ein getreues Abbild des Muskelsystems, und die Stellen höchster Differenzierung decken sich sowohl im aktiven als auch im passiven Lokomotionsapparat vollständig. Der starken rückwärts vom Kopf gelegenen Muskulatur des ersten Körperviertels entsprechen die kurzen, kräftigen, mit langen Fortsätzen versehenen Wirbel der präsaclalen Region. Mit dem Abnehmen der Muskulatur in der Bauchregion werden die Wirbel länger, dafür aber auch schwächer und ärmer an Fortsätzen. In der Caudalgegend wachsen sie noch einmal kräftig an und bewirken so die sonderbare Differenzierung des Schwanzskelets.

Dabei ist aber auffallend, daß trotz der äußerst kräftigen Muskulatur der Nackengegend die *Processus spinosi* nur dürftig entwickelt sind, während sie bei den Baumschlangen, die ja auch eine komplizierte Bewegungsart haben, zu langen Haken auswachsen.

Ich will diese Bemerkungen nicht schließen, ohne auf folgenden Punkt hinzuweisen. Die Schwanzskelete von *Rhinophis* und *Typhlops* zeigen, wie wir gesehen haben, ein sehr verschiedenes Verhalten. Wohl sind sie bei beiden sehr kurz und aus einer geringen Zahl von Wirbeln zusammengesetzt. Aber bei der einen Form sind alle

Wirbel frei, bei der andern verwachsen die letzten zu einem Caudalsacrum. Ziehen wir noch die Gymnophionen heran, so sehen wir den Schwanz fast gänzlich verkümmern und die Anzahl seiner Wirbel auf 5, ja sogar auf 0 herabsinken. Diese Erscheinung zeigt deutlich, daß gleiche Existenzbedingungen nicht unter allen Umständen auch gleiche Veränderungen am Organismus hervorrufen, sondern daß die Anpassung nach verschiedenen und divergenten Richtungen hin erfolgen kann, gleichsam als mache die Natur Versuche, welche Form wohl den gegebenen Verhältnissen am besten entspreche, und man denkt hier unwillkürlich an die Säugetiere, wo auch verschiedene Gruppen versuchen, das Wasser zu betreten und auch auf verschieden vollkommener Stufe der Entwicklung stehen bleiben.

Literaturverzeichnis.

1. BAUR, G., Ueber die Morphologie des Unterkiefers der Reptilien, in: Anat. Anz., Vol. 11, 1895.
2. v. BEDRIAGA, J., *Amphisbaena cinerea* VAND. und *Amphisbaena Strauchi* BED., in: Arch. Naturg., Jg. 50, Bd. 1, 1884.
3. BEGUIN, F., Contribution à l'étude histologique du tube digestif des Reptiles, in: Rev. Suisse Zool., Vol. 10, 1902.
4. BERGER, E., Beiträge zur Anatomie des Sehorganes der Fische, in: Morphol. Jahrb., Vol. 8, 1883.
5. BOULENGER, Catalogue of Snakes British Museum, Vol. 1, 1893.
6. COPE, E., On degenerate types of scapular and pelvic arches in the Lacertilia, in: Journ. Morphol., 1892.
7. CORDS, E., Beiträge zur Lehre vom Kopfnervensystem der Vögel, in: Anat. Hefte MERKEL-BONNET, Vol. 26, 1904.
8. CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée, 2. ed., Vol. 6, 1836.
9. —, Règne animal, Vol. 2, 1876.
10. DUMÉRIL et BIBRON, Erpétologie générale, Vol. 7, 1854.
11. EIGENMANN, K., Contributions and shorter notes from the Zoological Laboratory of the Indiana University, 1899.
12. —, The eyes of the blind vertebrates of North-America. II. The eyes of *Typhlomolge Rathbuni* STEJNEGER, in: Trans. Amer. microsc. Soc., Vol. 21, 1900.
13. —, The eyes of the blind vertebrates of North-America. III. The structure and ontogenetic degeneration of the eyes of the Missouri Cave Salamander, in: Biol. Bull., Vol. 2, 1900.
14. —, The mosaik of single and twine cones in the retina of Fishes, in: Amer. Naturalist., Vol. 34, 1900.
15. —, The eyes of *Rhineura Floridana*, in: Proc. Washington Acad. Sc., Vol. 4, 1902.

16. FISCHER, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg, 1852.
17. GAUPP, E., Zur Entwicklungsgeschichte des Eidechsenhädels, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, Vol. 10.
18. —, Anatomische Untersuchung über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere, in: Morphol. Jahrb., Vol. 14, 1888.
19. —, Die Columella der kionokränen Saurier, in: Anat. Anz., Jg. 6, 1891.
20. —, Zur Kenntnis des Primordialcraniums der Amphibien und Reptilien, in: Verh. anat. Ges. (München), 1891.
21. —, Ueber die Jochbogenbildungen am Schädel der Wirbeltiere, in: Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Cultur, zool.-bot. Sekt., Breslau, 1894.
22. —, Ueber das Primordialcranium von *Lacerta agilis*, in: Verh. anat. Ges. (Kiel), 1898.
23. —, Das Hyo-Branchial-Skelet der Anuren und seine Umwandlung, in: Morphol. Arb. SCHWALBE, Vol. 3, 1899.
24. —, Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren, in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 8, 1899.
25. —, Ueber die Ala temporalis des Säugetierschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel, in: Anat. Hefte MERKEL-BONNET, Vol. 19, 1902.
26. —, Die Entwicklung des Kopfskelettes, in: HERTWIG, Handb. Entw. Wirbeltiere, Jena 1905.
27. GÖPPERT, E., Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien, in: Morphol. Jahrb., Vol. 26 u. 28, 1899.
28. GÜNTHER, A., The Reptils of British India, 1864.
29. HAGER, K., Die Kiefermuskeln der Schlangen und ihre Beziehungen zu den Speicheldrüsen, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat., 1905, auch: Dissertation, Freiburg 1905.
30. HINSBERG, V., Die Entwicklung der Nasenhöhlen bei Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 58, 1901.
31. HOCHSTETTER, F., Ueber partielle und totale Scheidewandbildung zwischen Pleurahöhle und Peritonealhöhle bei einigen Sauriern, in: Morphol. Jahrb., Vol. 27, 1899.
32. HOCHSTETTER, J., Ueber die Bildung der innern Nasengänge und primitiven Choanen, in: Verh. anat. Ges. (München), 1891.
33. HOFFMANN, C. K., Schlangen, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierr., Vol. 6, 1890.
34. JANENSCH, W., Ueber *Archaeophis Proavus* MASS., in: Beitr. Paläontol. Geol. Oesterreich-Ungarns, 1906.
35. KEIBEL, F., Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder, in: Ergebn. Anat. Entw., 1896.

36. KINGSLEY, J. S., The bones of the Reptilian lower jaw, in: *Amer. Naturalist*, Vol. 39, 1905.
37. KOHL, C., Rudimentäre Wirbelthieraugen. 1. Teil, in: *Bibliotheca zool.*, Vol. 4, 1892.
38. KÖLLIKER, A., *Handbuch der Gewebelehre*, Leipzig 1896.
39. KOPSCH, F., *Iris und Corpus ciliare des Reptiliensauges*, Dissertation, Berlin 1892.
40. LEGAL, E., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der Amnioten und Wirbeltiere, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 8, 1883.
41. LEYDIG, F., Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 8, 1872.
42. —, Ueber die äussern Bedeckungen der Reptilien und Amphibien, *ibid.*, Vol. 9, 1873.
43. —, Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier, *ibid.*, Vol. 9, 1873.
44. —, Die Haut der einheimischen Ophidier, *ibid.*, Vol. 9, 1873.
45. —, Die Zähne einheimischer Schlangen nach Bau und Entwicklung, *ibid.*, Vol. 9, 1873.
46. —, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, *ibid.*, Vol. 12, 1876.
47. —, Ueber die einheimischen Schlangen, in: *Abh. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt*, Vol. 13, 1884.
48. LÖNNBERG, E., On some points of relation between the morphological structure of the intestine and the diet of Reptiles, in: *Bihang Svenska Vet. Akad. Handlingar*, Vol. 28, Afd. 4, Stockholm 1902.
49. MAURER, F., Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 18, 1892.
50. —, Zur Frage von den Beziehungen der Säugetierhaare zu den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere, *ibid.*, Vol. 20, 1893.
51. —, Zur Phylogenie der Säugetierhaare, *ibid.*, 20, 1893.
52. MÖLLER, W., Zur Kenntnis der Entwicklung der Gehörknöchelchen bei der Kreuzotter und der Ringelnatter, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 65, 1905.
53. MUHSE, EFFA FUNK, The eyes of the blind vertebrates of North-America, VI., in: *Biol. Bull.*, Vol. 5, 1903.
54. MÜLLER, J., Ueber die Schlangen mit einem Hornschild am Körperende, in: *Zeitschr. Physiol.*, Vol. 4, 1831.
55. PARKER, W. K., On the structure and development of the skull in the common Snake, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Vol. 169, 1878.
56. PETER, K., Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 25, 1898.
57. —, Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der Säugetiere, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 60, 1902.
58. —, Die Wirbelsäule der Gymnophionen, Dissertation, Freiburg 1894.

59. PETERS, W., *De Serpantum familia Uropeltaceorum*, Berlin 1861.
 60. —, Vorkommen schildförmiger Verbreiterungen der Dornfortsätze bei Schlangen, in: *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*, 1881.
 61. —, Ueber das Vorkommen von Pterygoidal- und Palatinzähnen bei einigen Uropeltaceen, *ibid.*, 1882.
 62. PINKUS, F., Ueber die Hautsinnesorgane neben dem menschlichen Haar und ihre vergleichend-anatomische Bedeutung, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 65, 1905.
 63. RABL-RÜCKHARD, Einiges über das Gehirn der Riesenschlange, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 58, 1894.
 64. REICHEL, P., Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 8, 1883.
 65. RITTER, E., On the eyes, the integumentary sense papillae of the San Diego Blind Fish (*Typhlogobius californiensis*), 1893.
 66. ROCHEBRUNE, A. T., Mémoire sur les vertèbres des Ophidiens, in: *Journ. Anat.*, Vol. 17, 1881.
 67. SARASIN, F. u. P., *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon*, Bd. 2, Heft 2 u. 4, Wiesbaden 1887 u. 1890.
 68. SCHAUINSLAND, H., Die Entwicklung der Wirbelsäule, in: *HERTWIG, Handb. Entw. Wirbeltiere*, Jena 1905.
 69. SEYDEL, O., Ueber die Nasenhöhle und das JACOBSON'sche Organ der Amphibien, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 23, 1895.
 70. SMALIAN, C., Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden, *Diss.*, Göttingen 1884.
 71. —, Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 42, 1885.
 72. SLUITER, C. PH., Ueber den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 20, 1893.
 73. SOLGER, B., Beiträge zur Kenntnis der Nasenwandung und besonders der Nasenmuskeln der Reptilien, Leipzig 1875.
 74. THING, F. W., The squamosal bone in Tetrapodous Vertebrata, in: *Tufts Coll. Stud.*, Vol. 2, 1906.
 75. VIRCHOW, H., Referate in: *SCHWALBE's Anat. Jahresber.*, 1890 bis 1900.
 76. —, Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraum von Wirbeltieren, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 10, 1900.
 77. VOLZ, V., Zur Kenntnis des Auges von Periophthalmus und Boleophthalmus, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 20, Anat., 1905.
 78. WIEDERSHEIM, R., *Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, Jena 1893.
-

Erklärung der Abbildungen.

Für die Figg. 1—6 gelten folgende Abkürzungen:

c Stratum corneum, *cu* Cutis, *d* Epidermoidaldrüse, *e* Epidermis, *h* Hornkegel der Epidermis, *i* Stratum intermedium, *n* Nerv, *p* Stratum Malpighii, *t* Tastkörperchen.

für die Figg. 7—9:

a. cho äußere Choane, *caps. nas* knorplige Nasenkapsel, *lp. c* Lippencommissur, *mdn* mediale Nasendrüse, *nas* Nasale, *proc. nas* Processus nasalis, *pr. max* Prämaxillare.

für die Figg. 10—12:

b Brille (gebildet aus dem Integument des Augenschildes), *cor. ci* Corpus ciliaris, *cj* Conjunctiva, *cj. s* Conjunctivalsack, *f. cj* Fornix conjunctiva mit den Tränendrüsen, *Hg* HARDER'sche Drüse, *i* Iris, *l* Linse, *n. opt* Nervus opticus, *1* Pigmentschicht, *2* äußere Körnerschicht + Zapfenschicht, *3* äußere reticulierte Schicht, *4* innere Körnerschicht, *5* innere reticulierte Schicht, *6* Ganglienzellenschicht.

für die Figg. 13—19:

a Articulare, *an* Angulare, *b. o* Basioccipitale, *b. sp* Basisphenoid, *c* Coronoideum, *caps. aud* Gehörkapsel, *caps. nas* Nasenkapsel, *c. o* Condylus occipitalis, *col* Columella auris, *d* Dentale, *e. o* Exoccipitale, *fr* Frontale, *m* MECKEL'scher Knorpel, *max* Maxillare, *nas* Nasale, *par* Parietale, *par. sp* Parasphenoid, *p. fr* Postfrontale, *pl* Palatinum, *pl. k* Knorpelspange des Palatinum, *pr. fr* Präfrontale, *pr. max* Prämaxillare, *pr. s* Präspleniale, *pt* Pterygoideum, *q* Quadratum, *s* Spleniale, *s. o* Supraoccipitale, *st* Stapedialplatte, *t* Transversum, *v* Vomer.

für die Figg. 20—22:

b. w bindegewebiger Rest des Atlaskörpers, *c. o* Condylus occipitalis, *c. w* centraler, mit dem Epistropheus verschmolzener Teil des Atlaskörpers, *iv* Intervertebralscheibe, *kw* knorpeliger Rest des Atlaskörpers, *lig. tr* Ligamentum transversum atlantis, *o. b* oberer Bogen, *w₂* Körper des Epistropheus.

für die Figg. 23—28:

h Hypopophyse, *ggr* Gelenkgrube des Wirbelkörpers, *glk* Gelenkkopf des Wirbelkörpers, *proc. spin* Processus spinosus, *proc. trans* Processus transversus, *p. zg* Postzygapophysen, *pr. zg* Präzygapophysen, *z. sp* Zygosphen. (Die Zyganren sind nicht sichtbar.)

Tafel 23.

Fig. 1. Schuppe eines *Rhinophis planiceps* mit Tastfleck.

Fig. 2. Querschnitt durch eine Kopfschuppe mit Tastfleck eines jungen *Rhinophis planiceps*.

Fig. 3a. Verteilung der Tastflecken auf den Kopfschuppen von *Coronella laevis*.

Fig. 3b. Verteilung der Tastflecken auf den Kopfschuppen von *Rhinophis planiceps*.

Fig. 4. Schnitt durch ein drüsenartiges Organ auf der Kopfschuppe eines erwachsenen *Rhinophis trevelyanus*.

Fig. 5a. Anordnung der Tastflecken auf den Körperschuppen.

Fig. 5b. Anordnung der Tastflecken auf den postanalen Schuppen.

Fig. 6. Schnitt durch ein hügelartiges Sinnesorgan im Integument der Schwanzschuppe eines erwachsenen *Rhinophis trevelyanus*.

Fig. 7. Lateraler Längsschnitt durch den Kopf eines jungen *Rhinophis planiceps*: a Glandula supramaxillaris, a* obere Partie der Glandula supramaxillaris, b Glandula nasalis, c Glandula Harderiana.

Fig. 8. Mündung der obern Partie der Glandula supramaxillaris in die Lippencommissur.

Fig. 9. Querschnitt durch die mediale Nasendrüse.

Tafel 24.

Fig. 10. Horizontalschnitt durch das Auge eines jungen *Rhinophis planiceps* von 4,5 cm Länge.

Fig. 11. Querschnitt durch das Auge eines 6 cm langen *Rhinophis planiceps*.

Fig. 12. Querschnitt durch das Auge eines erwachsenen *Rhinophis trevelyanus* von 24 cm Länge.

Fig. 13. Dorsalansicht des Schädels eines 6 cm langen *Rhinophis planiceps*.

Fig. 14. Ventralansicht desselben.

Tafel 25.

Fig. 15. Lateralansicht desselben.

Fig. 16. Unterkiefer, a Außenseite, b Innenseite.

Fig. 17. Querschnitte durch die Orbitalregion, um die Form des Palatinums zu veranschaulichen: a vorderster Teil, b vor der Mitte, c hinter der Mitte, d Ende des Palatinums mit Knorpelspange, welche den Kehlkopf umschließt.

Fig. 18. Rekonstruktion des knorpeligen Primordialeraniums eines *Rhinophis planiceps* mit Weglassung der verknöcherten Teile.

Fig. 19. Schnitt durch den Eizahn von *Rhinophis planiceps*.

Fig. 20. Querschnitt durch den Atlas eines erwachsenen *Rhinophis trevelyanus*.

Fig. 21. Rekonstruktion des Atlas.

Tafel 26.

Fig. 22. Horizontalschnitt durch Atlas und Epistropheus eines 6 cm langen *Rhinophis planiceps*.

Fig. 23. Präsacralwirbel des vordern Körperviertels eines erwachsenen *Rhinophis trevelyanus*: a Vorderansicht, b Dorsalansicht, c Lateralansicht.

Fig. 24. Präsacralwirbel aus dem hintern Teile des Körpers eines erwachsenen *Rhinophis trevelyanus*: a Vorderansicht, b Dorsalansicht, c Lateralansicht.

Fig. 25. Dorsalansicht des Caudalknochens eines 17 cm langen *Rhinophis planiceps*.

Fig. 26. Ventralansicht des Caudalknochens und des Caudalsacrums eines 17 cm langen *Rhinophis planiceps*.

Fig. 27. Querschnitt durch Caudalschild und Schwanzwirbel eines *Rhinophis trevelyanus* von 24 cm Länge.

Fig. 28. Drei Querschnitte durch den Körper eines 6 cm langen *Rhinophis planiceps* zur Veranschaulichung der Muskulaturverhältnisse: a Halsgegend, b Lumbalgegend, c Schwanzgegend.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Anatomie eines ost-afrikanischen Apoden nebst Bemerkungen über die Einteilung dieser Gruppe.

Sammelausbeute von A. BORGERT, 1904—1905.

7. Mitteilung.

Von

Karl Peter.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Greifswald.)

Mit Tafel 27.

In Amani, Ost-Usambara, sammelte Herr Dr. BORGERT 7 Exemplare eines Apoden, welche von Herrn Prof. BÖTTGER in Frankfurt a. M. als *Boulengerula boulengeri* TORNIER bestimmt wurden. Herr Dr. BORGERT hatte die Freundlichkeit, dieses Material mir zur Bearbeitung zu überlassen; ich bin ihm um so mehr dafür dankbar, als genaue Beschreibungen dieser interessanten Amphibien ziemlich selten zu finden sind; ist es doch meist nicht möglich, die kostbaren Tiere präparatorischen Zwecken zu opfern. Und doch wird nur eine eingehende Kenntnis der Anatomie einer Art, wenigstens des in so charakteristischer Weise umgeformten Schädels, uns in den Stand setzen, einen Einblick in die natürliche Verwandtschaft der einzelnen Gattungen dieser Gruppe zu gewinnen.

Von diesem Gesichtspunkte ausgehend habe ich besonders den Bau des Schädels unseres Apoden studiert und beginne nach einer Beschreibung der äußern Form mit der Darstellung desselben. Darauf folgen einige Notizen über andere Organe und zum Schlusse ein Vergleich der Befunde mit den bei andern Gymnophionen beobachteten Verhältnissen, an den sich einige systematische Bemerkungen anschließen.

Äußere Gestalt.

Die 7 Exemplare unseres Apoden differieren nicht sehr stark in der Länge; dieselbe beträgt 14,2—19 cm, die Dicke 3—4 mm; die Anzahl der Ringel ist 125—132; letztere steigt nicht mit wachsender Größe, sodaß alle Exemplare als erwachsen zu betrachten sind. Im einzelnen beträgt Länge und Ringelzahl bei den 7 Exemplaren: 19 cm, 128 Ringel; 19 cm, 132 R.; 18,7 cm, 128 R.; 18,2 cm, 125 R.; 15,2 cm, 126 R.; 14,6 cm, 128 R.; 14,2 cm, 128 R. Die Ringelung ist gut ausgeprägt; besonders deutlich wird sie dadurch, daß an der Grenze der Segmente eine dichte Reihe von Hautdrüsen reifenartig um den Körper herumzieht. Auf der Dorsalseite geht die Ringelung über die Mittellinie weg; ventral ist dies auch meist der Fall, doch kann hier die Drüsenreihe eine kleine Unterbrechung erleiden oder sich in der Mittellinie etwas gegen die von der andern Seite kommende verschieben. Eine kurze Strecke vor dem After hört die Ringelung auf. Letzterer besteht aus einer quergestellten Spalte mit gekerbten Rändern (s. Fig. 2); er liegt dicht vor dem parabolisch zugespitzten Körperende. Die Haut trägt keine Schuppen.

Der Kopf zeigt (s. Fig. 1) eine weit vorspringende, abgerundete Schnauze, an deren Vorderende das kleine Nasenloch liegt. Der kleine Tentakel ist von einer ringförmigen Rinne umgeben und befindet sich etwa in der Mitte zwischen Kopfspitze und Mundwinkel. Im Maule werden einige rückwärts gerichtete Zähne sichtbar.

Die Farbe der in Alkohol konservierten Tiere ist ein helles Braun oder Grau. Allen gemeinsam ist der dunklere Ton eines Rückenstreifens, der etwa ein Viertel des Körperumfanges einnimmt und seitlich durch einen mehr oder weniger scharfen Rand gegen den hellen übrigen Körper sich abhebt. Die Seitenränder sind meist von etwas blauer Farbe, während die Mitte mehr braun erscheint, ein Exemplar besitzt einen deutlichen, hellen Mittelstreif. Während die Gesamtfarbe sehr variabel ist, ist der charakteristische Dorsalstreifen stets nachzuweisen.

Der Schädel

zeigt einen soliden Bau, wie ihn die meisten Apoden besitzen, entsprechend der wühlenden Lebensweise: unsere Art wurde von Herrn Dr. BORGERT in der Erde beim Graben nach Regenwürmern gefunden. Diese Eigenschaft prägt sich einmal in dem festen Aneinanderschließen der Knochen aus: die Öffnungen in der Schädelkapsel

sind soweit als möglich reduziert, und es resultiert ein solides Gefüge, welches wohl als Bohrorgan dienen kann. Die Figg. 3—5, welche den Schädel von dorsal, von ventral und von der Seite darstellen, illustrieren dies zur Genüge. Weiterhin sind im Interesse der Festigkeit eine Reihe von Knochen verschmolzen, die bei einigen Blindwühlen getrennt zu finden sind.

In der folgenden Beschreibung halte ich mich bezüglich der Benennung der Knochen an die von GAUPP im HERTWIG'schen Handbuch der Entwicklungslehre gegebene Nomenklatur.

Die Dorsalansicht (Fig. 3) zeigt den Schädel vorn parabolisch zugespitzt; die größte Breite liegt an der Grenze zwischen mittlern und hinterm Drittel; von da verschmälert er sich etwas bis zu den Hinterhauptscondylen; die Ohrgegend ist seitlich aufgetrieben. Die Seitenansicht läßt erkennen, daß der Schädel nur wenig abgeflacht ist.

Die Spitze des Schädels nimmt ein Knochen ein, der die etwas seitwärts schauenden äußern Nasenöffnungen trägt und ventral mit 4—5 Zähnen bewaffnet ist. Es ist dies das Nasopraemaxillare, ein Skeletstück, das aus Nasale, Prämaxillare und einem an der äußern Nasenöffnung seitlich gelegenen Knöchelchen, das GAUPP mit dem für die Apoden nicht charakteristischen Namen Septomaxillare belegt hat, verschmolzen ist. Darauf folgen dorsal die breiten Frontalia, die in der Aufsicht fast bis an den Seitenkontur reichen; nur eine kleine Spange des Maxillares wird auf Fig. 3 seitlich vom Frontale sichtbar. In der Mittellinie weichen diese Knochen auseinander, um einen Streifen des Ethmoids an die Außenfläche des Schädels treten zu lassen, das sich auch noch etwas zwischen die mit abgerundeten Ecken aneinanderstoßenden Nasopraemaxillaria sowie die Parietalia einschiebt. Die letztgenannten Knochen nehmen einen großen Raum in der Dorsalansicht des Schädels ein; sie sind fest verbunden mit dem Paraquadratum (GAUPP, Squamosum WIEDERSHEIM, Jugale SARASIN), das sich vorn auch fest an das Frontale anschließt. Dieses, ein Stück des Quadratus und des Columellares (Stapes aut.) werden noch seitlich vom Parietale sichtbar. Den Abschluß nach hinten bildet der Basalknochen, der in der Mittellinie eine Naht zeigt.

Auf der Ventralansicht (Fig. 4) fallen zuerst die beiden Zahnbogen ins Auge, die fast parallel laufen, nach hinten nur wenig konvergierend. Sie tragen wenige, aber kräftige Zähne, 17 finden sich in der vordern, 14 etwas schwächere in der hintern Reihe.

Auffallend ist die Unterbrechung des caudalen Zahnbogens, dessen mittleres Drittel zahnlos ist. Der Oberkiefer schickt hier zur vordern Umwandung der Choanen eine niedrige, nicht in der Höhe des Zahnfortsatzes gelegene Spange von glatter Oberfläche. Eine solche Lücke fand ich auch bei *Scolecormorphus kirkii*.

Was nun die einzelnen Knochen anlangt, so wurde das die Spitze bildende Nasopraemaxillare bereits erwähnt. Erst in einiger Entfernung von der Kopfspitze erheben sich in seinem Bereiche die mit 4 resp. 5 Zähnen bewehrten Zahnfortsätze. Caudal reicht dieser Knochen fast bis an den hintern Zahnbogen heran; der Vomer, der jederseits nur 3 Alveolen besitzt, wird zum Teil von ihm gedeckt. Das Maxillare trägt die caudalen Abschnitte beider Zahnbogen; in jedem stehen 2mal 4 Zähne. Mit dem Vomer dient es zur Umwandung der Choanen. Eine zweite tiefe Grube liegt weiter nach hinten und außen an der Stelle der größten Breite; sie dient zur Aufnahme der Schläfenmuskeln und ist in ihrem vordern Teile vom Paraquadratum, im übrigen Umfang vom Quadratum begrenzt. Hinter letzterm schaut noch ein Stück des Fortsatzes des Columellares vor. Den ganzen übrigen Teil des Schädelgrundes nimmt der kräftige Basalknochen ein.

In der Seitenansicht (Fig. 5) wird die äußere Nasenöffnung vorn sichtbar. Das Maxillare schiebt in seinem vordern Teile eine Platte nach oben zur Verbindung mit dem Frontale, während weiter hinten das Paraquadratum diese Stelle einnimmt, das in Fig. 4 daher noch seitlich vom vordern Zahnbogen als schmaler Streif erscheint. Es begrenzt den Eingang in den Tentakelkanal mitsamt dem Maxillare, auf dem sich noch eine Rinne zur Aufnahme dieses Organs nach vorn und unten zieht. Unsere Abbildung zeigt weiter die Breite des Paraquadratoms, dahinter das Quadratum. Auf dem Basalknochen liegt das Columellare auf, mit seinem nach vorn gerichteten Stiele an das Quadratum reichend. Von einer Orbita ist keine Spur wahrzunehmen.

Der Unterkiefer, von dem eine Hälfte in Fig. 6 von oben gesehen gezeichnet ist, besteht aus 2 durch Bindegewebe verbundene Spangen; hinter dem Gelenkhöcker ragt noch der für Apoden charakteristische Fortsatz von der halben Länge des Vorderstücks nach hinten. Der Knochen trägt 2 Zahnreihen. Die vordere besteht aus zweimal 7—8 Zähnen — einmal fand ich in einer Unterkieferhälfte nur 6 —, die kräftig sind und von vorn nach hinten an Stärke abnehmen; sie sind in wahre Alveolen eingefügt. Die zweite Reihe von Zähnen

liegt in einer offenen Rinne des Knochens; höchstens läßt sich für den ersten, am weitesten nach innen stehenden, eine undeutlich ausgebildete Alveole erkennen. Die Zähne sind sehr klein und schwach, die vordern noch am besten entwickelt, die hintern nur aus einer Papille mit einem kleinen Spitzchen von Hartschubstanz gebildet. Dies sowohl wie die lockere Einfügung in den Kiefer bedingen, daß sie bei Maceration des Knochens leicht ausfallen. Während ich in der Schnittserie 5 resp. 6 auf der Seite des Knochens zählte, fand ich in unvollständig macerierten Kieferhälften nur 3, 3, 3 und 5. Jedenfalls ist für unsere Art das Vorhandensein einer zweiten Zahnreihe im Unterkiefer erwiesen.

Das Kiemengerüst (Fig. 7) ist sehr einfach gestaltet und besteht aus 4 kräftigen Knorpelspangen, die von vorn nach hinten an Breite zunehmen. Die ersten beiden sind in der Mitte verbunden, die letzte wie bei *Siphonops annulatus* seitlich stark verbreitert.

Wirbelsäule.

Die Wirbelsäule zeigt keine Besonderheiten. Der Atlas gleicht fast vollkommen dem von *Siphonops annulatus*, wie ich ihn in meiner Dissertation gezeichnet hatte; nur ist der seitliche Rand des Bogens hinter den Gelenkflächen, die zur Verbindung mit den Hinterhauptcondylen dienen, etwas eingeschnitten. Der zweite Wirbel trägt wie bei *Scolecomorphus* und *Caecilia gracilis* keine untern vordern Fortsätze. Die übrigen Wirbel sind, wie bei allen Schleichenlurchen, in der vordern Rumpfgegend breit, nach hinten zu werden sie schlanker. Sie gleichen am meisten denen, die ich in fig. 14 als Wirbel von *Hypogeophis rostratus* zeichnete. Ein niedriger Dornfortsatz charakterisiert die vordern Wirbel; die vordern untern Fortsätze sind kurz, rechtwinklig nach vorn abgebogen; der hintere untere Fortsatz ist schwach entwickelt. Auch die mittlern Rumpfwirbel tragen merkwürdigerweise seitlich das Loch für den Spinalnerven.

Situs.

Über den Situs unseres Apoden ist nichts Besonderes zu vermerken. Die Leber eines der längern Exemplare maß 62 mm und zerfiel in 34 Lappen, von denen der erste sehr lang war und die am rechten Rande zusammenhingen. Nahe dem caudalen Ende lag die Gallenblase. Die rechte Lunge war 27, die linke nur 5 mm

lang. Das Urogenitalsystem wird eine Beschreibung von berufenerer Seite erhalten.

Auge.

Ein Wort wäre noch über das Auge zu sagen, das außerordentlich zurückgebildet ist. Von Pigment enthält es keine Spur mehr; daher ist am unzerlegten Tier absolut nichts vom Sehorgan zu entdecken. Während das Auge von *Siphonops annulatus*, das LEYDIG und später KOHL beschrieben, sowie das von den SARASINS gezeichnete des *Ichthyophis glutinosus* noch alle Bestandteile des Amphibienauges zeigt, besteht das Sehorgan unseres Tieres, das ja unter Knochen verborgen (es liegt unter dem Paraquadratum) jeder Funktion bar ist, aus einem isoliert liegenden kleinen, in Drüsen-substanz eingebetteten Körper, der nur einen soliden Kern in einer dünnen Hülle zeigt (s. Fig. 8); die ganze Blase ist auf 7 Schnitten zu $20\ \mu$ getroffen; aus welchen Elementen sie gebildet ist, läßt das Präparat nicht erkennen; irgendwelche retinale Gebilde sind in der gefalteten Membran nirgends mehr kenntlich. Auf 4 Schnitten zeigt sich der kompakte Innenkörper, der als Rudiment der Linse zu deuten ist. Er erscheint im Schnitt gekörnt (Fig. 8a) und aus Röhren von kreisförmigem Querschnitt zusammengesetzt; Kerne ließen sich in dem Organ nicht färben. Ein Opticus ist ebensowenig nachweisbar wie Augenmuskeln. Es ist interessant, zu sehen, bis zu welchem Grade sich ein Wirbeltierauge rückbilden kann!

Nun zur Bestimmung unserer Art! Von Prof. BOETTGER wurde sie als *Boulengerula boulengeri* bestimmt, welche Art ebenfalls aus Usambara stammt. TORNIER charakterisiert die neue Gattung *Boulengerula* mit den Worten: „Squamosum in Kontakt mit dem Parietale. Im Unterkiefer eine einzige Zahnreihe. Augen überdacht. Tentakel konisch, ausstreckbar, gleich weit vom Nasloch und der Kiefersymphyse entfernt. Keine Schuppen.“ Als Artdiagnose fügt er hinzu: 132 Leibesringel. Färbung: blaugrau, der Rücken gewöhnlich dunkler als der Bauch. Länge 23,5 cm. Unser Apode entfernt sich von dieser Diagnose nur insofern, als er im Unterkiefer 2 Zahnreihen trägt. Von dem Königl. Museum für Naturkunde erhielt ich, um diese Differenz aufzuklären, ein Exemplar von *Boulengerula* zugeschickt, wofür ich dem Direktor Herrn Prof. BRAUER bestens danke. Das Tier glich in der Tat vollständig unserer Art.

Leider konnte ich es auf den springenden Punkt hin nicht untersuchen, da es natürlich nicht präpariert werden durfte und es mir nicht gelang, eine zweite Zahnreihe im Unterkiefer oder die Unterbrechung des zweiten Zahnbogens im Oberkiefer zu erkennen. Doch vermag ich auch bei meinen Exemplaren die kleinen hintern Zähnen in der Mandibel nicht ohne weiteres zu sehen; selbst am abgeschnittenen Kiefer werden sie erst deutlich, wenn man den Zungenwulst zur Seite drängt. Ich vermute daher, daß auch *Boulengerula* 2 Zahnreihen im Unterkiefer trägt; ist dies nicht der Fall, so würde unsere Art als einer neuen Gattung angehörig zu betrachten sein.

Eine dritte Apoden-Art von Usambara hat BOULENGER selbst als *Bdellophis vittatus* beschrieben und abgebildet. Die Abbildung des ganzen Tieres stimmt völlig auf die beiden andern deutsch ost-afrikanischen Schleichenlurche; das charakteristische dunkle Rückenband, das der Art den Speciesnamen gab, findet sich auch bei *Bdellophis*. Als Besonderheiten wären zu nennen, daß diese Gattung das Squamosum vom Parietale getrennt zeigt, eine Zahnreihe im Unterkiefer besitzt, den Tentakel etwas weiter vorn trägt als *Boulengerula* und deutliche Augen erkennen läßt. Wie weit diese Merkmale die Aufstellung einer neuen Gattung rechtfertigen, ist noch nicht zu sagen; ich vermute, daß die 2 oder 3 Arten aus dem Usambaragebirge näher miteinander verwandt sind.

Wenn wir nun nach der Stellung unseres Apoden im System dieser Tiergruppe fragen, so befinden wir uns vor der Schwierigkeit, daß die einzelnen Gattungen überhaupt noch nicht nach ihrer natürlichen Verwandtschaft gruppiert worden sind. Die Systeme, welche PETERS und BOULENGER aufgestellt haben, sind eigentlich nur Schlüssel zur Bestimmung der Gattungen. Nur einige wenige Merkmale, das Vorhandensein oder Fehlen der Schuppen, der Bau des Tentakels, die Zähne des Unterkiefers, das Verhältnis des Paracaudrums zum Parietale, werden zur Einteilung herangezogen. Fragen wir aber nach der natürlichen Verwandtschaft, so müssen wir eigentlich die gesamte Anatomie der Arten zu Rate ziehen. Dies ist natürlich bei einem so kostbaren Material, das nicht zergliedert werden darf, nicht möglich. Unsere Kenntnisse vom Bau der Eingeweide der einzelnen Gattungen sind daher noch allzu lückenhaft, um berücksichtigt zu werden. Doch glaube ich, daß schon eine genaue Beschreibung und Bearbeitung des Schädelbaues uns hierin weiter

bringen kann. Es kommt hier nur darauf an, die wesentlichen Merkmale von den unwesentlichen zu scheiden. Von den angeführten ist sicher das eine nicht maßgebend: das Verhältnis des Paraquadratum zum Parietale; wir finden hier alle Übergänge vom festen Aneinanderschließen bis zum Weitauseinandertreten; ja selbst bei ein und derselben Art scheint dies zu variieren; so bezeichnen die SARASINS bei *Ichthyophis* beide Knochen durch einen feinen Spalt getrennt, während WIEDERSHEIM eine solche Lücke nicht abbildet.

Dagegen haben die SARASINS auf ein Merkmal besonders aufmerksam gemacht, welches wohl zur Einteilung der Apoden geeignet zu sein scheint. Einige Arten zeigen nämlich eine Reihe von Schädelknochen getrennt, die bei andern mit den umgebenden Knochen verschmolzen sind, und zwar können wir, soweit uns die Schädel von Apoden bekannt sind, zwei vollständige Reihen von Gattungen aufstellen, die nicht durch Übergänge miteinander verbunden sind. *Ichthyophis*, *Uraeotyphlus* und *Scolecormorphus* zeigen in übereinstimmender Weise ein freies Nasale und Prämaxillare, ein Präfrontale und Septomaxillare. Freie Postfrontalia finden sich bei den ersten beiden Gattungen, während die dritte, deren Augen unter Knochen liegen, diesen „Orbitalring“ natürlich nicht differenziert besitzt. Diese drei Formen wären zu vereinigen, so verschieden ihre Schädel auch sonst aussehen — man vergleiche den zarten von *Scolecormorphus* mit der festen Knochenkapsel von *Ichthyophis*! Sie wären mit den SARASINS als die ältesten anzusehen. Ihnen gegenüberzustellen sind die Gattungen *Hypogeophis*, *Caecilia*, *Herpele*, *Gymnopsis*, *Chthonerpeton*, *Siphonops* und unsere *Boulengerula*, welche übereinstimmend die oben angeführten Skeletstücke nicht isoliert besitzen. Wie es sich mit dem Pterygoid verhält, ist nicht sicher; *Ichthyophis* besitzt es sicher frei, von *Uraeotyphlus* ist nichts über diesen Knochen bekannt, an dem zart gebauten Schädel von *Scolecormorphus* vermochte ich ihn nicht aufzufinden; bei *Boulengerula* und andern Formen ist er mit dem Quadratum verschmolzen. Die Stellung der Gattungen *Dermophis*, *Rhinatrema*, *Geotrypetes*, *Cryptopsophis*, *Typhlonectes*, *Bdellophis*, *Gege-nophis* ist, da ihr Schädel nicht genau untersucht worden ist, unsicher.

Nicht möglich scheint es mir zurzeit, in der Klassifikation der Apoden weiter zu gehen; ein wichtiges Merkmal scheint mir die Zahl der Zahnreihen im Unterkiefer zu sein; doch liegt hier die Gefahr vor, daß die kleine zweite übersehen werden kann. Es würde sich auf dieses Verhalten hin in der ersten Gruppe *Scolecormorphus* den beiden andern Gattungen gegenüberstellen, in der zweiten

Siphonops und *Boulengerula* nach TORNIER den übrigen. Auch die nicht näher bekannten *Cryptopsophis* und *Bdellophis* verfügen nur über eine Zahnreihe.

Auf einen Punkt möchte ich noch aufmerksam machen, der mir auch jetzt noch nicht verständlich erscheint, nämlich auf die Unterbrechung der hintern Zahnreihe im Maxillare. Ich hatte dasselbe bei *Scolecormorphus* beschrieben; im Referat des Neapler Jahresberichtes wurde diese Angabe angezweifelt, indes überzeugt mich eine erneute Besichtigung des Schädels dieser interessanten Form, daß der innerste Teil des Maxillare flach, ohne Alveolen und Zähne ist. Dasselbe finde ich auch in der Serie bei *Boulengerula*. Von keinem andern Apoden wird dies beschrieben oder gezeichnet.

Sind wir schon über die Verschiedenheiten im Bau der Apoden-Gattungen ungenügend unterrichtet, so gilt dies noch mehr von ihrer Lebensweise; ein Versuch, diese Differenzen biologisch zu erklären, ist also noch nicht an der Zeit. Und doch würde gerade dieser Punkt höchst wichtige Ergebnisse liefern. Ist es schon erstaunlich, zu verfolgen, wie der Bau eines Schleichenlurchs im allgemeinen in Einklang mit der eigentümlichen grabenden Lebensweise steht, so wäre es besonders interessant, zu erkennen, wie eine Verschiedenheit in den Lebensgewohnheiten den Bau eines so eigenartig umgewandelten Körpers zu beeinflussen vermag. So wäre es, um ein Beispiel herauszugreifen, sehr lohnend, die im Wasser lebenden Formen, wie *Typhlonectes*, zu studieren. Diese Gattung braucht ihren Körper in ganz anderer Weise als die grabenden Verwandten; sie könnte auch ihre Augen mit Vorteil benutzen: sind diese noch seh-tüchtig oder rückgebildet, oder haben sie sich wieder in anderer Weise aus untüchtigen zu brauchbaren Organen umgestaltet? Kurz, die Biologie des Apoden in Verbindung mit der Anatomie wird noch sehr interessante Resultate zeitigen.

Literaturverzeichnis.

- BOULENGER, Synopsis of the Apoda Batrachia, in: Proc. zool. Soc. London, 1895.
- KOHL, C., Rudimentäre Wirbeltieraugen, in: Zoologica, Heft 13, 1892.
- LEYDIG, Über die Schleichenlurche, in: Z. wiss. Zool., Vol. 18, 1868.
- PETER, K., Die Wirbelsäule der Gymnophionen, Inaug.-Diss., in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, 1904.
- , Zur Anatomie von *Scolecormorphus kirkii*, *ibid.*, Vol. 9, 1905.
- PETERS, W., Über die Einteilung der Caecilien, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1879.
- , Über Schädel von zwei Caecilien, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1880.
- , Herpetologische Mitteilungen, *ibid.*, 1881.
- SARASIN, P. und F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon, Vol. 2, Wiesbaden 1890.
- TORNIER, G., Die Kriechtiere Deutsch-Ostafrikas, Berlin 1897.
- WIEDERSHEIM, R., Die Anatomie der Gymnophionen, Jena 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 27.

B Basalknochen, *C* Columellare, *D* Orbitaldrüse, *E* Ethmoid, *F* Frontale, *M* Maxillare, *Mr* Retractormuskel des Tentakels, *O* Auge, *P* Parietale, *PV* Nasoprämaxillare, *Pq* Paraquadratum, *Q* Quadratum, *V* Vomer.

- Fig. 1. Kopf von *Boulengerula*, von der Seite. 8:1.
- Fig. 2. Hinterende, von unten. 8:1.
- Fig. 3. Schädel, von oben. 20:1.
- Fig. 4. Schädel, von unten. 20:1.
- Fig. 5. Schädel, von der Seite. 20:1.
- Fig. 6. Hälfte des Unterkiefers, von oben. 20:1 (von einem andern Schädel).
- Fig. 7. Kiemenskelet. 20:1.
- Fig. 8. Schnitt durch den Schädel in der Gegend des Auges. 50:1.
- a* das Auge. 200:1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Kenntnis des Genitalapparats der *Panorpa*.

Von

Hermann Stitz in Berlin.

Mit Tafel 28—29.

Die älteste Darstellung des Genitalapparats von *Panorpa* finden wir bei DEGEER (1), welcher allerdings nur die äußerlich sichtbaren Chitingebilde desselben beschreibt und abbildet und uns über die innern Organe im unklaren läßt. Er berichtet darüber folgendes:

Die 5 ersten Ringe des Hinterleibes (des Männchens) sind von gleicher Gestalt und Farbe wie bei dem Weibchen: gelb, mit zwei schwarzen, hornartigen Makeln oder Schilden, der eine oben, der andere unten. Der 6. Ring ist länger als die übrigen, ganz schwarz und mit einer hornartigen Haut überzogen. Die 3 folgenden bilden den krummen Scorpionsschwanz. Die Farbe ist braunrötlich und die Haut hart und hornartig. Sie sind aber . . . in ihren Fugen sehr biegsam, sodaß sie die Fliege hoch, niedrig, zur Rechten und Linken drehen kann . . . Die beiden ersten Schwanzringe, die den 7. und 8. Ring des Hinterleibs bilden, sehen wie ein umgekehrter Kegel aus: am Ende flach hohl, und der 2. steckt in der Höhlung des 1., wie das dicke, zangenförmige Stück in der Höhlung des 2. — Dieses ist eigentlich der merkwürdigste Teil, wie ein ovales, aufgetriebenes Knäuel mit zwei zangenförmigen, an ihrem Grundteil beweglichen Haken, die geschlossen am Ende des Knotens eine kegelförmige Spitze bilden . . . Am Grundteil der Zangen befinden sich an der Innenseite einige Zahnkerben. Am Knoten selbst sitzen zwei kleine, gegliederte, behaarte Teile, . . . die auf der innern Oberfläche liegen. . . Ich vermute, daß dem Männchen die Schwanzzangen dazu dienen, sich damit an dem Weibchen festzuhalten.

Drückt man den Knoten von oben, so tritt ein kleiner, länglich ovaler, häutiger Teil hervor, der mit einer Art Kopf endigt, welcher aus einer an der Wurzel der Zange liegenden Öffnung heraustritt, unstreitig der Geschlechtsteil des Männchens.

Der Hinterleib (des Weibchens) endigt mit zwei walzenförmigen Röhren, die sich wie bei einem Fernrohr ineinander schieben lassen. . . . Am Ende der letzten Röhre sitzen noch 2 kleine, schwarze, behaarte Teile, die zusammen einen Winkel machen. Jeder besteht aus 2 Gelenken. . . . Die Öffnung, wo die Eier austreten, liegt am Ende des 9. Ringes. . . . Wenn das Ei austreten sollte, fiel der hornartige Schild unter dem Ring nieder, und in dem Augenblick war auch das Ei da. Ich vermute, der Zweck der Röhren und der beiden kleinen, gegliederten Schwanzteile bestehe darin, die Eier auf eine bequeme Art an den Ort zu bringen, wo sie die Fliege hinlegen will.

Erst wieder im Jahre 1838 erwähnt KLUG (2) in einer systematischen Abhandlung die eigenartige Gestaltung der äußern Genitalorgane von *Panorpa*, ohne indessen etwas Neues über den Gegenstand zu bringen, und dasselbe gilt von der betreffenden Darstellung in BURMEISTER'S Handbuch der Entomologie (3).

Eine holländische Arbeit von BRANTS (4) aus dem Jahre 1839 dagegen bringt uns nicht nur eine genauere Untersuchung der äußern Chitinteile des Genitalapparats von *Panorpa communis*, sondern gibt auch im Anschluß an verschiedene Zeichnungen eine Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der innern Organe. Danach besteht jeder der beiden Hoden aus 3 Teilen, von denen jeder von einer besondern Haut umgeben ist. Sie enden mit einem gemeinschaftlichen Gefäß, Ductus deferens, das verschiedene Windungen macht, dann nach dem Körperende hin verläuft und sich im 7. Glied zurückwendet, um zu dem obern Ende des Teiles der Geschlechtsorgane zu gehen, der vor dem Enddarm liegt (Vesiculae seminales), „während aus dem andern Ende zwei haarfeine Gefäße, Ductus ejaculatorii, entspringen, die sich, nachdem sie in der Zange eine Biegung gemacht haben, an der Unterseite eines weißen Körpers befestigen, der aus zwei Hälften besteht. Dieser Körper schien dickwandig zu sein und in jeder seiner Hälften eine freie, geräumige Höhle zu enthalten. Er ist an dem hornigen Anhang der männlichen Teile befestigt, welcher aus einem fast vierkantigen, hornartigen Plättchen besteht. An ihm haften 4 unbewegliche, gebogene Anhänge, deren oberstes Paar in 2 scharfe Spitzen endigt. Außerdem

ist das hornige Plättchen mit 2 Armen versehen, die sich zu jenem hellen, weißen Körper hinstrecken. An diesem Apparat befestigt sich jederseits ein zweimal gewundenes Gefäß, vielleicht mit den blinden Penisanhängen der Honigbiene vergleichbar. Ich habe indessen von einem Penis, der durch Muskeln bewegt wird, nichts entdecken können, da ich keinen einzigen unpaaren Teil fand als einen Muskel, der an der Innenseite der Zange über dem Hals entspringt, zwischen den Ductus ejaculatorii hindurchgeht, im weiteren Verlauf erst unten zwischen den beiden Hälften jenes hellen, weißen Körpers verläuft und sich dann in der Mitte der hornigen Platte befestigt, welche sich, aber sehr wenig, bewegen kann. . . . Es könnte auch möglich sein, daß bei *Panorpa* kein Penis notwendig ist, da die Einrichtung in der Zange derartig ist, daß in derselben zwischen dem weißen Körper und dem Darm ein leerer Raum bleibt, groß genug, daß das Weibchen das Außenende seines Körpers hineinbringen kann.

Die Geschlechtsteile des Weibchens bestehen aus zwei Eierstöcken und dem Bläschen, das bei allen Insekten vorhanden ist, das nach einigen zur Aufbewahrung des Spermas, nach andern zur Bildung der Eischale dient. Dieses Bläschen ist bei *Panorpa* von birnförmiger Gestalt mit einem gebogenen Hals und endigt nicht wie gewöhnlich mit einem kurzen Gang in den gemeinschaftlichen Eileiter, sondern läuft mit einem äußerst feinen, gewundenen Rohr zur Öffnung der Vulva; diese enthält an der Rückseite ein horniges Stück, welches durch Muskeln bewegt wird. Es ist an der Vorderseite breit, löffelförmig und mit zwei Haken versehen; an seinem Hinterende läuft es in zwei gebogene Arme aus, zwischen welchen sich der Kanal befindet, der von dem oben erwähnten Bläschen herkommt, und geht in ein dünnes, blattartiges Gewebe über, mit dem das Hornstück bekleidet ist. Es kommt mir vor, als diene dieser Teil zum Befestigen und Ablegen der Eier. — . . . Der gemeinschaftliche Eileiter teilt sich in zwei Teile; jeder derselben ist mit einer doppelten Reihe blinder Anhänge, 12 an Zahl, versehen.“

Im Lehrbuch von FREY-LEUCKART (6) (1847) wird später nur erwähnt, daß *Panorpa* „jederseits drei kurze, nach oben zugespitzte Samenröhren“ besitzt, „die wirtelförmig dem Ende der Samenleiter aufsitzen und durch eine gemeinschaftliche, kapselartige Masse zu einem oblongen Körper vereinigt sind“. Die Abbildungen dazu finden sich in den Icon. physiol. tab. 19 fig. 2.

In SIEBOLD-STANNIUS' Lehrbuch (7) findet sich nur die Bemerkung,

daß bei *Panorpa* 10 vielkammerige Ovarialröhren vorhanden sind, daß die Samentasche einen langgestielten Behälter darstellt und daß mit der Scheide zwei einfache, mehr oder weniger gewundene Drüsenschläuche zusammenhängen.

Eine ausführliche Untersuchung des Genitalapparats von *Panorpa* liegt aber aus dem Jahre 1848 von LOEW (8) vor. An der Hand mehrerer Zeichnungen berichtet er darüber folgendes:

„... Die Hoden sind bei vollkommener Anschwellung von außerordentlicher Größe; sie liegen im letzten Hinterleibsring vor der Haltzange und reichen angeschwollen bis zum Vorderende des Hinterleibes. Jeder einzelne ist von eiförmiger Gestalt, am obern Ende mehr zugespitzt, am untern mehr abgerundet und besteht aus drei schlanken, weißlichen, die Spermatozoen einschließenden Schläuchen, deren Spitze etwas vorgezogen und gebeugt ist; die Spermatozoe hat die Gestalt sehr langer, an beiden Enden nicht verdickter Fäden. Die drei Schläuche haben eine gemeinsame hautartige Bedeckung von roter, im Wasser ziemlich leicht ausziehbarer Farbe; noch innerhalb dieser etwas flockigen Haut vereinigen sich jene Schläuche zu einem gemeinschaftlichen Ausführungsgang; das oberste Ende dieses Ausführungsganges ist blasenartig angeschwollen; der folgende Teil desselben ist schleifenartig zusammengewunden und liegt noch innerhalb der roten, hautartigen Bedeckung des Hodens; nach seinem Heraustritt aus dieser Umhüllung beugt sich der letzte Teil des Ausführungsganges nach vorn und mündet in ein mit drei kurzen stumpfen Zipfeln versehenes, fast cylindrisches, hinten allmählich verschmächtigtes Gefäß, welches als eine Erweiterung des Vas deferens anzusehen ist; es hat sehr dicke Wandungen, während sie sonst an den Samenleitern viel dünner sind; vom hintern Teil dieser Samenblasen ähnlichen Anschwellungen laufen die Samenleiter hart aneinander liegend in gerader Linie durch die beiden ersten Glieder der hornartigen Haltzange, in denen auch die beiden letzten Nervenknotten liegen, und münden dann, jeder eine kleine, runde Schlinge bildend, im letzten Gliede der Haltzange in einen länglich viereckigen Behälter von sehr muskulösem Bau, dessen unteres Ende zwei fast blasenartige Anschwellungen zeigt, welche von einer Anzahl feiner Tracheenzweige bedeckt sind, welche von äußerst starken Tracheen, die mit dem Behälter in Verbindung stehen, ausgehen. Am hintern Ende des Behälters findet sich der Ausführungsgang desselben; er ist s-förmig geschwungen und hat nicht ganz die Länge des Behälters selbst. Neben diesem und seinem Ausführungs-

gang, dem Ductus ejaculatorius, finden sich die gewöhnlichen paarigen Anhänge; sie sind von verhältnismäßig geringer Größe und liegen ganz im letzten Gliede der Haltzange. Ihr innerer Kanal ist sehr fein und von bräunlich gelber Farbe, ihre äußere fibröse Umhüllung verhältnismäßig dick und von weißlicher Farbe, wie sie auch alle andern Teile der männlichen Genitalien mit alleiniger Ausnahme der hautartigen Umhüllung des Hodens haben; ihre Anheftungsstelle ist nicht leicht mit Sicherheit zu ermitteln. Ich glaubte mit Bestimmtheit wiederholt ihre Einmündung in das allerunterste Ende des Ductus ejaculatorius beobachtet zu haben; doch schien es mir auch einmal, als ob sie in den Behälter, welcher die beiden Vasa deferentia aufnimmt, einmündeten. Jeder dieser beiden Anhänge giebt zwei Zweige ab, von denen der untere etwas kürzer als der obere ist.

Die Ovarien sind kammförmig; jedes derselben besteht aus 12 Eiernöhren, die bei unbefruchteten Individuen sehr schlank sind, bei befruchteten aber durch das Anschwellen der untersten Eier eine mehr kegelförmige Gestalt haben. Die Eier selbst sind weißlich, verhältnismäßig kurz, an beiden Enden fast etwas abgeplattet. Jede einzelne Eiröhre läuft in einen zarten Faden aus; diese Fäden laufen nach vorn und vereinigen sich dabei allmählich mit einander oder legen sich vielleicht auch nur so dicht aneinander, daß sie zuletzt nur einen einzigen Faden zu bilden scheinen, welchen ich mit Sicherheit bis zur Mitte des Schlundes verfolgen konnte, wo er sich dicht an denselben anlegte und sich der weiteren Beobachtung entzog. Die Eierleiter sind von mäßiger Länge und ziemlich ansehnlicher Weite; der Eiergang ist noch etwas weiter und länger als die Hälfte des Dickdarms. An seinem äußersten Ende mündet der Ausführungsgang des Samenbehälters in ihn ein. Der Samenbehälter ist einfach und besteht aus einer derben Kapsel von beinahe umgekehrt birnförmiger Gestalt und hellorangeroter oder fast ziegelroter Farbe; die umgebogene Spitze ist mit dem Körper derselben durch Muskelbündel von verhältnismäßig erheblicher Stärke verbunden, auf welche sich zarte Enden der den Ausführungsgang begleitenden, feinen, rückläufigen Nervenzweige verästeln. Andere ringförmige Muskelfasern umgeben die Kapsel des Receptaculum; die äußere fibröse Hülle desselben ist verhältnismäßig dünn. Sein Ausführungsgang ist beinahe doppelt so lang wie der Eiergang, also von verhältnismäßig sehr bedeutender Länge; die dicke, fibröse Hülle desselben sowie seine innere Öffnung nehmen nach hinten hin immer mehr ab, sodaß er als äußerst feine Röhre in das allerhinterste Ende

des Eierganges oder vielleicht mit diesem zugleich in die Kloake mündet. — Die Colleterien sind außerordentlich groß und von weißer Farbe; die Länge jedes einzelnen von ihnen erreicht drei Viertel von der Länge des Nahrungskanals, welchen sie sammt den Gallgefäßen bei natürlicher Lage in ziemlich vielfachen Windungen bis zum oberen Magenmund hinauf bedecken, an welchen sie sich mit ihrem blinden Ende anlegen; ihr gemeinschaftlicher Ausführungsgang ist etwa von der Länge des Eierganges, aber von geringerem Durchmesser als dieser; er hängt mit ihm ganz am Hinterende zusammen, ohne daß es sich mit Bestimmtheit ermitteln ließe, ob er noch in ihn, oder ob er nur mit ihm zugleich mündet.“

Unter den Beobachtungen BRAUER's über *Panorpaten* (9) findet sich 1851 für die Scorpionsfliege die Bemerkung, daß während der Paarung beide Geschlechter nebeneinander sitzen, indem das Männchen mit seinem zangenförmigen Organ die Hinterleibsspitze des Weibchens festhält. Ein Männchen begattet sich jedoch nicht allein mit einem Weibchen, sondern an einem Tage oft mit 4—5. In einer spätern Zusammenfassung der anatomischen Verhältnisse der Neuropterengenera (11) finden wir an verschiedenen Stellen für *Panorpa* folgende Beobachtungen: Die Hodenfollikel werden von einer gemeinsamen Membran von grauroter Farbe umschlossen. Die Vasa deferentia sind bei allen Panorpiden in der Umhüllungshaut des Hodens zu einer Schleife verschlungen. „Der vordere, freie Teil der Vesiculae seminalis ist bei ihnen sehr klein und bildet nur ein kleines, ovales Säckchen; der mittlere Teil ist anfangs sehr weit und mündet als feineres Gefäß wieder in einen blasigen Ausführungsteil. Das hintere Paar der Samenblasen fehlt.“ — Die Ovarien sind kannenrörmig. Das Receptaculum seminis ist bei *Panorpa* eine birnförmige Blase. Anhangsdrüsen sind mächtig entwickelt.

Eine amerikanische Arbeit von FELT (13) (1894) bringt in Zeichnung und Beschreibung des äußern Genitalapparats von *Panorpa rufescens* RAMB. nichts Neues. Eingehende Untersuchung der Ovarien von *Panorpa communis* L. verdanken wir dagegen GROSS (14) 1903, dessen Ergebnisse, soweit sie für diese Abhandlung in Betracht kommen, an der betreffenden Stelle (S. 551) berücksichtigt sind.

In folgendem finden sich die teils an Schnittserien, teils an Macerationspräparaten gewonnenen Ergebnisse der Untersuchung des Genitalapparats von

Panorpa communis L.

Männlicher Genitalapparat.

Von den 10 Segmenten, die das Abdomen von *Panorpa* bilden, ist das 6., welches durch seine braune Farbe auffällt, kegelförmig und etwas länger, aber von kleinem Durchmesser als die vorhergehenden. Es zeichnet sich außerdem durch seine starke Chitinisierung aus sowie dadurch, daß alle Teile seiner Wandung eine ununterbrochene Röhre bilden, daß also Tergit, Sternit und Pleuren nicht zu unterscheiden sind. In ihm liegt der größte Teil der innern Genitalorgane. Die beiden sich anschließenden Segmente 7 und 8 sind kürzer und stark verengt, und auch bei ihnen sind jene drei Stücke verschmolzen. Segment 9 und 10 bilden das bekannte, birnförmige Hinterende der „Scorpionsfliege“ und sind weiter unten (S. 545) genauer beschrieben. (Vgl. dazu Taf. 28, Fig. 13.) — Von den Abdominalganglien liegt das letzte, welches die im Innern der Birne liegenden Genitalorgane versorgt, im 8. Segment.

Der Hoden, dessen Bau im allgemeinen und dessen ausführende Teile ihrer Lage und ihrem Zusammenhang nach bereits BRANTS (4; vgl. S. 538) und LOEW (8; vgl. S. 540) erkannt haben, ist paarig und liegt, etwas dorsal, im 6. Segment (Schema Taf. 28, Fig. 1 T). Er ist langgestreckt, an den Enden abgerundet und besteht aus 3 dieser Gestalt entsprechenden Follikeln, welche der Länge nach nebeneinander liegen. Jeder Follikel ist, wie das Übersichtsbild Taf. 28, Fig. 2 im Längsschnitt zeigt, durch dünne Septen mit platten Kernen in zahlreiche Räume geteilt. Man kann in jedem Follikel drei ineinander übergehende Abteilungen unterscheiden. Im Anfangsteil liegen große Zellen mit ebensolchen Kernen in verschiedenen Entwicklungsstadien (Taf. 28, Fig. 4). Im mittlern Abschnitt sind die dünnwandigen Räume dicht mit Spermatozoenbündeln gefüllt. Eigenartig gebaut ist der dritte Teil, von dem Fig. 3 auf Taf. 28 einen Querschnitt darstellt. Die Ausführungsgänge (*a*) sind hier von einer dicken Hülle (*b*) mit großen, eiförmigen Kernen eingeschlossen und enthalten die spiralig angeordneten Spermatozoen, allmählich in die Vasa efferentia übergehend. Diese sind gewundene Kanäle mit kubischen Kernen in der Wandung (Querschnitt Taf. 28, Fig. 1a, 2 *Ve*), welche knäuelartig vor den distalen Enden der Follikel liegen.

Die drei Follikel jedes Hodens werden samt dem Knäuel der

Vasa efforentia von einer Kapsel eingeschlossen, deren mittlere Wandungsschicht eine dichte Lage von braunroten Pigmentkügelchen enthält, sodaß die großen Kerne der Wand fast verdeckt werden.

Die beiden aus den Hoden tretenden Vasa deferentia (Schema Taf. 28, Fig. 1 *Vd*, der Deutlichkeit halber nur einseitig dargestellt), deren Bau dem der Vasa efferentia ähnlich ist, nur daß sie einen größern Durchmesser haben, wenden sich, wie das Schema zeigt, zunächst nach hinten, biegen dann ventral um und laufen, dicht nebeneinander liegend und dünner werdend, wieder nach vorn.

Im 6. Segment des Abdomens münden sie in je einen Drüsen-schlauch (Schema Taf. 28, Fig. 1 *Vs*), dessen Durchmesser größer ist als der des halben Hodens und der ventral von ihnen liegt. Beide Drüsen liegen ebenfalls dicht beieinander. Ihre Wandung ist dick, das Lumen eng und spaltförmig, wie der Querschnitt Taf. 28, Fig. 5a zeigt. Dieser, besonders aber ein anderer aus der Mitte in Fig. 5b lassen eine Eigenart des Organs erkennen. Während nämlich die cylindrischen Zellen der Wandung in ihrem feinwabigen Plasma mehr oder weniger walzen- oder spindelförmige Kerne haben, die nahe der Zellbasis liegen, zeigt ein Ausschnitt (*c*) von $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ des Umfanges Zellen mit größern, kugligen Kernen in einem Plasma, das zahlreiche, große Vacuolen enthält. Die beiden abgebildeten Querschnitte, von verschiedenen Tieren herstammend, zeigen offenbar verschiedene Stadien der Secretionstätigkeit; aber dieser Teil des Drüsen-schlanches, der also einem sich durch die Länge der Wand ziehenden Strang entspricht, ist immer deutlich erkennbar, sowohl in der Form seiner Elemente als durch die Intensität der angewendeten Färbung. Nach dem Ausgang dieser Schläuche, die wohl als Vesiculae seminales zu bezeichnen sind, verschwindet jener Strang. Sie werden dünner; ihr Lumen wird etwas weiter, wobei es 2—3 schwach nach innen gewölbte Längswülste erkennen läßt.

An derselben Stelle, an der das Vas deferens in die betreffende Drüse mündet, findet sich auch, durch Einschnürung und Kernverwerfung in der Wand kenntlich, die Mündung einer gewundenen Anhangsdrüse (Schema Taf. 28, Fig. 1 *Ga*). Ihre Zellen sind schlank cylindrisch, die basalwärts liegenden Kerne gerundet.

Dem distalen Ende jeder Vesicula seminalis schließt sich, ebenfalls unter Einschnürung und Kernverwerfung, ein langgestreckter, enger Kanal an. Beide verlaufen, dicht nebeneinander liegend, in gerader Richtung bis in den Stiel des birnförmig aufgetriebenen

Segments (Schema Taf. 28, Fig. 1 *C*). Von ihrem Bau und weiterm Verlauf ist weiter unten (S. 547) die Rede, nachdem die morphologischen Verhältnisse dieses Segments dargestellt worden sind.

Um einen Einblick in dessen innern Bau zu gewinnen, ist es zweckmäßig, das Chitinskelet desselben mit seinen Anhängen zu betrachten (Fig. 6 auf Taf. 28). Es sind hier nur die wesentlichen Teile davon berücksichtigt, die aber in ihrem gegenseitigen Verhältnis, ihrem mechanischen Zusammenwirken und ihrer Bedeutung gewiß einer eingehenden Untersuchung wert sind.

Das birnförmige Segment, dessen Außenfläche mit feinen Borsten bekleidet ist, sitzt mit seiner stielartig verengten Basis sehr beweglich im 8. Hinterleibsabschnitt. Da, wo hinter dem Stiel die kuglige Verbreiterung beginnt, befindet sich eine Duplikatur, welche den Hauptteil kelchartig umschließt und sich von ihm leicht ablösen läßt (Taf. 28, Fig. 13 *Sq*, Fig. 14 u. 15). Während das dorsale Stück (*d*) dieser kelchartigen Schuppe schmal und konkav ist und, bis zum Analsegment hin noch schmaler werdend, mit zwei beborsteten Spitzen endet, teilt sich das oberhalb seiner Basis ebenfalls schmaler werdende ventrale Stück (*v*) in zwei flachgewölbte, etwas auseinander stehende Gabeläste, deren abgerundete Enden wieder ein wenig konvergieren und ebenfalls durch stärkere Beborstung ausgezeichnet sind. Diese Gabel liegt frei über der Einstülpung, welche die Genitalöffnung enthält und deren Anhänge trägt; nur ihre Basis ist an den Rändern mit der darunter liegenden Chitinwand des ventralen Teils des 9. Segments verwachsen. (Vgl. auch die Längsschnitte Taf. 28, Fig. 10, 11, 12 *Sq*.) Zwischen beiden Wänden liegt ein Raum, durch welchen sich ein vom Grund der ventralen Wand schräg nach hinten zur dorsalen Wand verlaufender Muskelzug (Fig. 11 *a*) zieht. Auch die dorsale Schuppe ist an ihren Rändern mit der darunter liegenden Wand verwachsen, doch so, daß die letztere eine große Lücke unterhalb jener Schuppe zeigt (Fig. 10 *b*). Der Hohlraum zwischen dieser und der darunter liegenden Wand kommuniziert also mit dem Hohlraum der Birne, doch so, daß die Ränder dieser Wand im Umkreis der Durchbrechung frei in diesen Raum ragen. Vom distalen Teil der Dorsalschuppe gehen Muskelzüge (Fig. 10 *c*) aus, die konvergierend schräg nach unten verlaufen und sich an das Ende der zum Hauptteil gehörigen Chitinwand (*d*) setzen.

Am Hinterende des beschriebenen Segments sind die beiden kegelförmigen, an ihrem Ende in einen nach innen gekrümmten

Haken ausgezogenen Stücke gelenkig eingefügt, welche die bekannte Zange bilden. Unterhalb der Stelle, wo die Stücke schmal werden, zeigen sie eine Leiste (Fig. 6 *c*), deren Enden in die basale Chitinleiste jedes Kegels übergehen und welche an der Krümmung einen beborsteten Höcker tragen. Die Bewegung jedes kegelförmigen Stückes vermitteln mächtige Muskelmassen, die besonders an ihrem basalen Ursprung aus auffallend starken Fasern bestehen und die lateralen Hohlräume des birnförmigen Segments fast ganz ausfüllen. Die beiden seitlich geführten Längsschnitte Fig. 12 u. 10 zeigen ihren breiten Ursprung an der Segmentbasis. Die Fasern verlaufen konvergierend und etwas nach der Medianebene hin nach hinten, um hier am Grund der Haken in einer Chitinsehne zu endigen. Eine genauere Betrachtung der ganzen pyramidentörmigen Muskulatur läßt erkennen, daß sie aus zwei Fasersystemen (*f* u. *g*) von verschiedener Richtung zusammengesetzt ist, welche lateral in einer chitinierten Sehne (*h* in Fig. 12) aneinander liegen.

• Zwischen beiden Zangenteilen liegt dorsalwärts das (in der Zeichnung fortgelassene) kapuzenförmige Analsegment; außerdem sieht man dort noch zwei beborstete Höcker (*k*) und zwei kleine Schuppen (*i*).

Unterhalb des Grundes der beiden Zangenteile befindet sich eine ungefähr herzförmige Einsenkung im Genitalsegment, aus deren unterm Teil eine Zunge (Taf. 28, Fig. 6 *D*) ragt, unter welcher die Genitalmündung verborgen ist. Der frei hervorragende Abschnitt dieses Deckels ist, wie der Längsschnitt desselben in Fig. 11 bei *D* erkennen läßt, an seinem Rand etwas nach außen gebogen und hier, besonders auf der Innenfläche, in kleine, schwach chitinierte Falten gelegt, während die übrige Oberfläche glatt und stärker chitiniert ist. Histologisch differenziert ist ferner in diesem Mündungsgebiet jederseits eine doppelte Leiste, von der in Fig. 27 auf Taf. 29 die Querschnitte (*c*) zu sehen sind. Die Hypodermis besteht hier aus schlanken Zellen mit entsprechenden Kernen und hebt sich durch ihre Stärke von der Umgebung ab.

Mit dieser Zunge steht jederseits ein flaches, kulissenartiges Gebilde (Fig. 6 *E*) in Zusammenhang, dessen basaler Teil tief nach innen gestülpt ist. Seine zugespitzten, frei nach außen ragenden Enden tragen eine kleine Zange, deren Äste zwar eine zarte, schräg verlaufende Streifung im Chitin erkennen lassen, aber nicht gegeneinander beweglich sind.

Biegt man diese kleinen, zangentragenden Stücke auseinander

so fallen dahinter zunächst zwei symmetrisch stehende, längliche Zapfen auf, die etwas nach oben und innen gebogen sind (Fig. 6 *F*). Ihre Basis trägt eine Gruppe feiner Borsten; das Ende ist schwach kolbenförmig verdickt und seine Oberfläche in kleine Wülste und Falten gelegt (Taf. 28, Fig. 7). Wie ein Längsschnitt durch dieses Gebilde (Taf. 28, Fig. 8) zeigt, befinden sich in diesem Teil zahlreiche Nerven (*N*). In seinen Grund geht ein Muskelzug (*k*), welcher von der Basis (der ventralen Wand) des Segments kommt und jederseits an der Peniskapsel vorbei nach oben und hinten zieht.

Zwischen den beiden Zapfen sehen wir in Fig. 6 bei *G* zwei höckerartige Gebilde, die hintereinander liegen und durch eine kleine Grube getrennt sind (Fig. 11 bei *G* im Längsschnitt). Nach beiden Seiten verläuft der ventrale Höcker in Gestalt eines Saumes zu dem Zapfen, der eben beschrieben wurde. Die Basis dieses Mittelsegments ist durch einen lateralen Muskelzug auf jeder Seite mit der basalen Leiste des betreffenden Scherenteils verbunden (Längsschnitt Fig. 8 *l*); die Mediana ist muskelfrei.

Wir wenden uns nunmehr zur Betrachtung der inneren Teile des Genitalapparats.

Auf S. 545 wurden zuletzt die beiden Kanäle erwähnt, welche sich den großen Vesiculae seminales anschließen (Schema Taf. 28, Fig. 1 *C*), und daß sie innerhalb des stielartigen Grundes der Birne dicht nebeneinander in einer rinnenartigen Vertiefung der Ventralwand dieses Teils liegen. Seitlich darüber gelegen begleitet jeden Kanal eine weite Trachee, die bis zum Ende des Genitalsegments geht und sich hier um die Peniskapsel herum reich verästelt. Dasselbe gilt auch von den Nerven, die von dem Ganglion im 8. Segment herkommen (Taf. 28, Fig. 11 *N*, *Tr*).

Der Längsschnitt Taf. 28, Fig. 11 zeigt bei *m* ein mit breiter Basis entspringendes Muskelbündel, das nach hinten zu sich zuspitzend und mit dem der andern Körperseite sich vereinigend durch die Penishöhle, und zwar durch deren Septum, zu einem nach innen ragenden Zapfen der Chitinwand verläuft. Fig. 27 auf Taf. 29 zeigt bei *S* einen Querschnitt davon. Kurz hinter der Vereinigung dieser beiden Muskelzüge liegen deren Fasern der Ventralseite der beiden nebeneinander liegenden Ausführungskanäle dicht an. Während aber das schmal gewordene Muskelbündel in erwähnter Weise in gerader Richtung weiter geht, biegen die beiden Gänge, etwas auseinander weichend und den Muskel zwischen sich hindurchlassend, plötzlich nach unten um (Taf. 28, Fig. 11 *n*). Nach kurzem Ver-

lauf erweitern sie sich nun etwas und vereinigen sich schließlich zu einem unpaaren Gang, welcher auf einer ganz kurzen Strecke noch eine Längsscheidewand besitzt und weiterhin, aber ebenfalls nur auf ein kurzes Stück, einen Muskelbelag trägt, der von der Basis des Segments herkommt (Längsschnitt Taf. 28, Fig. 11 *De*).

Den Bau dieses unpaaren Ausführungsganges veranschaulichen auch die Querschnitte Fig. 22, 24, 25, 26, 27 auf Taf. 29. Er zieht sich in gerader oder etwas gewundener Richtung (wie in dem dargestellten Längsschnitt)¹⁾ nach der Mündung hin. Seine Wandung ist dick, das Lumen im Verhältnis dazu eng. Die eiförmigen Zellkerne liegen an der Basis der Zellen in einer Plasmaschicht, die sich durch stärkere Aufnahme von Farbstoffen von der an das Lumen grenzenden, beim Färben hell bleibenden abhebt, in diese aber allmählich übergeht. Zwei taschenartige Divertikel (Fig. 24 *o*), die hinter dem mit Muskulatur versehenen Abschnitt auftreten, verschwinden bald wieder, und mit glatter Innenwand endigt der Kanal in einer geräumigen Kapsel, mit dieser nach außen mündend (Längsschnitt Taf. 28, Fig. 11 *p*; Querschnitt Fig. 27 *p*).

Von der Dorsalwand dieser Kapsel, die von einer sehr dünnen Haut mit platten Kernen gebildet wird (*r*), ragt ein schon mehrfach erwähntes medianes Septum (*S*) von demselben Bau nach unten, den Hohlraum in zwei Hälften teilend, die aber über dem Ausgang des Genitalweges ventral in Verbindung stehen, indem die Scheidewand hier nicht ganz bis unten reicht (Fig. 27 bei *C* auf Taf. 29). Durch den verdickten, ventralen Rand *C* derselben zieht jenes dünne Muskelbündel, das vorher beschrieben wurde (Längsschnitt Taf. 28, Fig. 11 *m*), zu dem Zapfen *q*. Die ganze Kapsel wird beiderseits von starken, lateralen Muskelzügen begrenzt, die von der Ventralseite des Segments kommen.

Die beiden seitlich vom Septum liegenden Hohlräume enthalten jeder ein Gebilde, das, seinem Bau nach zu schließen, ausstülpbar sein muß, also als Penis bezeichnet werden kann, während der unpaare Kanal der Ductus ejaculatorius sein muß. Die Gestalt dieses paarigen Organs veranschaulichen die Querschnitte Taf. 29, Fig. 25, 26, 27 *P*). Die starken Wände, welche aus schlank cylindrischen

1) Längsschnitte zeigen den Bau und die Raumverhältnisse des Genitalausganges nur unvollkommen, da sie kaum so genau median zu führen sind, daß sie nur das dünne Septum der Penishöhle treffen. Die Gestalt der verschiedenen Teile läßt sich erst im Vergleich mit Querschnitten feststellen.

Zellen mit eiförmigen, in der Mitte liegenden Kernen bestehen (Taf. 2, Fig. 23 stärker vergrößert), hängen mit den Wandungen des Ductus ejaculatorius zusammen (Querschnitt Taf. 2, Fig. 26) und sind in eigenartiger Weise ineinander gefaltet. Verfolgt man die Gebilde den Ductus nach aufwärts, so zeigt es sich, daß ihr Zusammenhang mit diesem aufhört, sodaß sie frei in die dünnwandige Peniskapsel ragen und hufeisenförmig umgebogen sind, während in ihrem Innern ein entsprechender, spaltförmiger Raum bleibt. Nach der Mündung des Ductus zu stülpt sich das distale, ebenfalls gerundete Außenende noch einmal in den Hauptteil hinein, wie Fig. 27 auf Taf. 29 bei *P* erkennen läßt. Auch eine ganz feine Verbindung des spaltförmigen Hohlraumes mit dem Vorraum der Genitalmündung glaube ich wahrgenommen zu haben (Taf. 29, Fig. 27 *r*), ohne indes ihr Vorhandensein mit Bestimmtheit behaupten zu können.

Oberhalb der Peniskapsel, aber nicht in diese, sondern in in Vestibulum, mündet jederseits ein starker Drüsenschlauch (Schema Taf. 28, Fig. 1 *Gb*), welcher im vordern Teil des birnförmigen Segments seinen Ursprung hat. Weiter nach hinten zu nähern sich beide Kanäle, zuletzt der Genitalkapsel anliegend (Querschnitte Taf. 29, Fig. 26 u. 27 *Gb*). Sie haben eine dicke Wand mit engem Lumen, und das gelbliche, körnige Secret darin ist auch LOEW schon aufgefallen. Die durcheinander gehobenen Zellen zeigen ein stark vacuolisiertes Plasma (Querschnitt Taf. 29, Fig. 21 stärker vergrößert).

Das Männchen von *Panorpa* zeigt hiernach die Eigentümlichkeit, daß seine Genitalorgane mit Ausnahme des kurzen Ductus paarig sind.

Das geräumige vor der Genitalmündung liegende Vestibulum wurde bereits S. 546 beschrieben. Hier sei nur noch hinzugefügt, daß sich von ihm aus dorsal unter das in der Mediana gelegene Chitingebilde (Taf. 28, Fig. 6 *G*) ein kleiner Hohlraum (Taf. 29, Fig. 28 *r* im Querschnitt) fortsetzt, welcher nach unten spaltartig und von Lappen eingefast (*s*) endet. Innen bei *t* liegen keulenförmige Zellen mit großen Kernen, die daneben unter stärkerer Vergrößerung dargestellt sind. Die untere Wand des Vestibulums zeigt einen von der Ventralseite zu ihrem Rand verlaufenden Muskel (Längsschnitt Taf. 28, Fig. 11 *u*).

Bemerkt sei zum Schluß noch, daß PACKARD berichtet (nach FELT, 13), die europäischen Arten von *Panorpa* könnten „eine lange, dünne Röhre“ hervorschleudern, aus der ein Tropfen einer übel

riechenden, weißlichen Flüssigkeit hervortritt, durch die sie wahrscheinlich ihren Feinden Widerstand leisten. Welchem Teil diese Röhre entspricht, habe ich nicht ermitteln können, und auch FELT hat an den amerikanischen Arten nichts davon wahrnehmen können.

Weiblicher Genitalapparat.

Die ersten 5 Segmente des Abdomens der weiblichen *Panorpa*, mehr oder weniger auch das 6., haben stark chitinisierte, schwarzbraune Tergite und Sternite. Die folgenden Körperringe sind dünnhäutiger und hell und verengen sich nach hinten zu schnell kegelförmig. Segment 9 bildet an seiner ventralen Fläche eine breite, fast flache Schuppe (Taf. 29, Fig. 31 V), schon von DEGEER (1) erwähnt, deren distaler Rand an den Ecken abgerundet und mit den sich anschließenden Teilen der Seitenränder frei ist, sodaß sie etwas nach unten geklappt werden kann. Der Hinterrand ist median etwas zugespitzt. Die seitlichen Randflächen dieser stärker chitinierten Schuppe zeigen feine, schräg nach hinten und außen verlaufende Riefen. Während die Oberfläche des ganzen zungenförmigen Sternits fein beborstet ist, stehen auf seinem freien Ende stärkere Borsten. Über ihm liegt im Innern des Körpers ein bereits von BRANTS beschriebenes Chitingebilde (Taf. 29, Fig. 30), dessen Gestalt und Beziehung zum Genitalapparat S. 553 beschrieben ist.

Auf das 9. Segment folgen nun zwei weitere Abschnitte, von denen der letzte (Taf. 29, Fig. 31) gewöhnlich so tief in den vorhergehenden *c* und dieser wieder in das 9. Segment zurückgezogen ist, daß nur das dunkle, die Schwanzgabel tragende Endstück wie von einem Kragen umgeben zu sehen ist. Zieht man aber, besonders an Macerationspräparaten, die Segmente auseinander, so gewinnt man ein Bild, wie es die eben mehrfach erwähnte Figur darstellt.

Es ist nicht ohne weiteres festzustellen, welche Bedeutung diese beiden auf das 9. Segment folgenden Stücke haben, da erst das letzte die Analöffnung enthält. Vielleicht aber lassen sich diese Verhältnisse zu denen des männlichen Abdominalendes in Beziehung bringen, bei dem ja, wie S. 545 beschrieben worden ist, der birnförmig aufgetriebene Teil dem 9. Segment entspricht und auch aus zwei Teilen besteht, der kelchförmigen Schuppe (Taf. 28, Fig. 13 *Sq*) und dem eigentlichen Segment (*S*). Vielleicht würden sich unter den mehrfachen paarigen Abdominalanhängen des Männchens auch solche entwicklungsgeschichtlich feststellen lassen, die der Schwanzgabel des Weibchens homolog sind.

Das Endstück gabelt sich auf der Hälfte seiner Länge in zwei Ästchen, die erst vor ihrem Ende etwas auseinander weichen, und jedes von ihnen trägt einen zweigliedrigen Anhang, dessen zweites Glied stumpf endet. Hauptteil sowie Anhänge sind mit schwarzen Borsten besetzt. Vor der Teilungsstelle des ersteren liegt auf dessen Ventralseite eine ungefähr länglich dreieckige, taschenförmige Vertiefung (Taf. 22, Fig. 31 *a*) für die Analmündung und an deren Basis jederseits ein halbkugliges Höckerchen (*b*), das mit schwarzen, starken und verhältnismäßig langen Borsten bekleidet ist.

Von den 6 Abdominalganglien ist das letzte ein doppeltes, dessen Zusammensetzung aus zwei dicht hintereinander liegenden an dem aus der gemeinsamen Hülle kommenden ringförmigen Septum zu erkennen ist. Es liegt im Grenzgebiet des 7. zum 8. Segment.

Über das Ovarium verdanken wir genauere Untersuchungen GROSS (14). Danach hat *Panorpa* jederseits 10 Eiröhren (nicht 12, wie BRANTS und LOEW angeben), die sich zu einem kammförmigen Ovarium vereinigen. Endfaden und Endkammer gehen ohne Grenze ineinander über, und die Kerne des Endfadens setzen sich in die Epithelkerne der Endkammer fort. In den Eikammern liegen 1 Ei und 3 Nährzellen, wie GROSS im Gegensatz zu LUBBOCK und BRANDT gefunden hat. Epithelkerne, die von der Wand her einwandern, umgeben das Ei und seine Nährzellen mit einer gesonderten Schicht.

Was den gemeinsamen Oviduct anbetrifft, den Taf. 29, Fig. 34 *Odc* im Längsschnitt zeigt, so ist dessen Innenwand mit einem zarten Chitinbelag bezogen und in zahlreiche Längs- und Querfalten gelegt, die nach der Mündung des Ganges hin allmählich verstreichen. Das Epithel darunter zeigt schwach eiförmige Kerne. Die Außenhülle des Oviducts bildet eine Ringmuskelschicht und darüber eine dünnere Längsmuskellage. Neben diesem Kanal, etwas über ihm liegend, verlaufen zwei weite Tracheenröhren, die sich im Ende des Abdomens reich verzweigen.

Lage und Anordnung der übrigen Teile des innern Genitalapparats veranschaulicht das Schema Taf. 29, Fig. 29, in welchem *Odc* der Oviductus communis, *Od* die von ihm ausgehenden paarigen Oviducte sind.

Ferner bemerken wir dort bei *B* ein großes, unregelmäßig sackartiges Organ, das sich nach vorn bis in das 5. Segment erstreckt. Ein Teil seines Längsschnittes Taf. 29, Fig. 34 *B* läßt eine dünne Wandung mit flachen, linsenförmigen Kernen erkennen.

Wie dieselbe Figur bei *G* darstellt, geht diese dünne Wandung

ziemlich schnell in die eines dickwandigen Drüsenschlauches mit verhältnismäßig engem Lumen über, der im weiteren Verlauf knieförmig umgebogen ist, sodaß der dadurch gebildete Schenkel neben jenem sackartigen Organ zu liegen kommt (Schema Taf. 29, Fig. 29 *G*). Die Kerne der kubischen, abgerundeten Zellen dieses Kanals sind der Wand entsprechend groß und kuglig und liegen basal. Nach der innern Peripherie hin bemerkt man zahlreiche Reste der bei der Secretionstätigkeit aufgelösten Kerne, während im Plasma große, helle Vacuolen auftreten (Schnitt Taf. 29, Fig. 34 *G*).

Dieser Drüsenschlauch wird in seinem Verlauf nach hinten immer enger (Querschnitte Taf. 29, Fig. 34 *g*) und bildet dabei, über dem Oviductus communis liegend, mehrere Windungen. Die Kerne werden der Größe der Zellen entsprechend immer kleiner, und das Lumen wird enger.

Das ganz dünne Ende der Röhre geht in eine nicht sehr geräumige Erweiterung über (Schema Taf. 29, Fig. 29 *R*), deren Längsschnitt Fig. 34 auf Taf. 29 bei *R* zeigt. Ihre Wandung ist dünn und innen von einer schwachen, farblosen Chitinhaut ausgekleidet, die in Gestalt von feinen, mehr oder weniger langen Zotten und Leisten, in welche teilweise auch die kleinen, platten Kerne ragen, in das Lumen vorspringt. Charakteristisch an diesem Teil scheinen große (Fettkörper-?) Zellen zu sein, die sich in der abgebildeten Form bei allen untersuchten Exemplaren fanden.

BRANTS und LOEW haben die ausführenden Genitalwege bis hierher verfolgt; die eben beschriebene, histologisch deutlich differenzierte Erweiterung des feinen Kanals ist ihnen aber entgangen ebenso wie deren zweiter Ausführungsgang.

Die dünnwandige Kammer mündet nämlich, wie das Schema Taf. 29, Fig. 29 bei *Ra* und *Rb* zeigt, nicht nur mit einem, sondern mit zwei Gängen nach außen. Der ventrale, über dem Oviduct liegende Gang (Längsschnitt Taf. 29, Fig. 34 *Rb*) zeigt da, wo er aus der Erweiterung hervorgeht, innen noch deren Zotten und Falten, die aber bald verstreichen, während nach der Mündung zu ein starker, farbloser, glatter Chitinbelag auftritt. Der zweite ausführende Kanal (Fig. 34 *Ra*) liegt eingebettet in einen starkwandigen Chitinkegel, der ein Teil des im 9. Segment liegenden Gebildes ist, das bereits zu Anfang erwähnt worden ist. Wegen seiner großen Feinheit sowie deswegen, weil er sich aus dem Kegel nicht isolieren läßt, ist er von jenen älteren Autoren übersehen worden.

Nach Maceration des Abdominalendes mit Kalilauge läßt sich

das ganze Chitingebilde deutlich darstellen, so wie es Taf. 29, Fig. 30 von der Dorsalseite her gesehen abgebildet. Es besteht aus einem mittleren, kegelförmigen Teil *m* und zwei mit ihm zusammenhängenden, flügelartigen Seitenstücken *l*, die in eigenartiger Weise nach oben ungerollt sind und in die allgemeine Chitinhülle des Segments übergehen. Einen Querschnitt aus dieser Region zeigt Taf. 29, Fig. 32. Die Außenfläche der Flügel sind mit feinen Stacheln bedeckt. — Der mittlere, konische Teil *m* beginnt an seiner Basis mit zwei lateralwärts umgebogenen, verdickten Teilen *b*, welche nach hinten zu näher zusammentreten und eine dünnere Fläche zwischen sich lassen. Nach dem Ende hin entsteht ein kolbenartiges, hinten abgerundetes Gebilde, auf dessen Dorsalseite die Längsverstärkungen *d* gleichsam ausstrahlen und das jederseits mit feinen, nach der Mittellinie gerichteten Riefen versehen ist.

Auf dem kolbigen Ende mündet nun jener zweite Kanal aus, der in gerader Richtung durch den ganzen Kegel zieht, wie Taf. 29, Fig. 34 *Ra* im Längsschnitt darstellt. Seine Wandung liegt der umgebenden Chitinhülle dicht an und besitzt kleine, kuglige Kerne (vgl. Querschnitte Taf. 29, Fig. 32 u. 33). Unterhalb der Mündung des Ganges ist der Kolben mit nach außen gerichteten Borsten besetzt (Längsschnitt Fig. 34 bei *b*).

Es entsteht naturgemäß die Frage, welcher von den beiden Teilen (Schema Taf. 29, Fig. 25 *Ra* u. *Rb*, Längsschnitt Taf. 29, Fig. 29 *Ra* u. *Rb*) nun als Bursa copulatrix und welcher als Receptaculum seminis anzusehen ist, was nicht nur wegen des doppelten Ausführungsganges des Teils *R*, sondern auch wegen der Lage beider Stücke hintereinander schwierig ist. Eine Entscheidung darüber ist wohl ohne weiteres nicht zu geben. Nach dem histologischen Bau der Bursa und des Receptaculum bei andern Insecten scheint indessen der geräumige Teil B der Bursa, die Erweiterung *R* dem Receptaculum zu entsprechen.

Am meisten dorsal liegt schließlich die gemeinsame Mündung eines großen Drüsenpaares, das im Schema Taf. 29, Fig. 29 bei *Ga* zu sehen und auch von BRANTS und LOEW beschrieben ist, die aber die histologische Differenzierung der einzelnen Abschnitte nicht kannten. Den Querschnitt eines Teils einer solchen Drüse zeigt Taf. 29, Fig. 34 bei *Ga*¹. Die nicht sehr starken Wände aus kubischen Zellen mit gerundeten Kernen sind traubenartig ausgebuchtet. Im Zustand starker Secretion verstreichen aber diese Buchten zum größten Teil, und die Drüsen sehen dann sackartig

aus. Der Bau des gemeinsamen Ausführungsganges weicht von dem der Drüsen erheblich ab. Bei ihnen ist die Wandung dünn, mit kleinen, eiförmigen Kernen, und springt in Form von feinen Lappen und Zotten, in die teilweise die Kerne hineinragen, in das Lumen vor (Querschnitte *Ga*² im Längsschnitt Taf. 29, Fig. 34). Ferner ist dieser Abschnitt durch eine Ringmuskulatur ausgezeichnet. In starken Krümmungen wendet er sich nach hinten, und während die Muskulatur wieder schwindet, wird die Wandung stärker; die Zotten verstreichen, und es tritt eine dicke Lage von farblosem Chitin im Innern auf, wie der Längsschnitt dieses dritten Stücks Taf. 29, Fig. 34 *Ga*³ erkennen läßt. In dieser Gestalt mündet der Gang nach außen, ebenso wie die andern Genitalkanäle in eine Art Vorraum, der aber nach außen nicht abgeschlossen ist.

Die mit *Panorpa* systematisch zusammengefaßten Gattungen *Bittacus* LATR. und *Boreus* LATR. auf ihren Genitalapparat hin an Schnittserien zu untersuchen, war mir leider nicht möglich, da es mir in keiner Weise gelungen ist, frisches oder wenigstens in Alkohol konserviertes Material für diesen Zweck zu bekommen. Der Freundlichkeit des Herrn Prof. BRAUER verdanke ich es, wenigstens das Genitalskelet je eines trockenen Exemplars der unten beschriebenen Art aus dem Berliner Museum untersucht haben zu können, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.

Bittacus LATR.

Untersuchungen über die innern Genitalien von *Bittacus* und über die Genitalanhänge bzw. das Abdominalende sind in der Literatur nur spärlich vorhanden. Was wir darüber wissen, verdanken wir BRAUER (10, 11, 12). Nach ihm liegen bei *Bittacus tipularius* LATR. die eiförmigen, hinten verbreiterten Hoden im 7. Abdominalsegment und reichen bis über die Mitte des Abdomens nach vorn. Ein jeder besteht aus 3 Follikeln, die von einer rotgrauen Haut umhüllt sind. Beide Hoden liegen dicht nebeneinander und erschienen B. einmal in einer gemeinsamen Membran eingeschlossen. Das Vas deferens beginnt an der Vereinigung der drei Follikel mit einer kleinen Anschwellung, bildet eine aus vielen Windungen bestehende Schlinge und verläßt dann die Hülle, um als kurzer, fast gerade nach vorn und innen laufender Teil in die Vesicula semi-

nalis zu münden. Diese ist zylindrisch, weit und trägt vorn zwei kurze, abgerundete Zipfel, in deren innern das Vas deferens mündet. Nach hinten ist ein feinerer Teil durch eine Einschnürung abgetrennt, der anfangs eine kurze Schlinge nach außen macht, dann aber fast gerade nach hinten und innen läuft, um mit demselben Teil der andern Seite zusammen in eine kurze, einfache Blase zu münden. — Die kammförmigen Ovarien bestehen aus 10 Eiröhren. Die Eileiter sind kurz und münden in einen etwas weiteren Eiergang. Das Receptaculum seminis besteht aus einer zweimal flaschenartig erweiterten, zusammengebogenen Kapsel, die einen langen, geschlängelten Ausführungsgang trägt. — Beim Männchen von *Bittacus hageni* verbreitert sich der Hinterleib vom 5. Ring an, sodaß die Verdickung erst an den letzten Ringen auffallend ist. Beim Weibchen sind das 6. und 7. Segment fast gleich breit, das 8. und 9. allmählicher schmaler werdend, aber stets breiter als das 1. Segment. Die Analanhänge bestehen beim Männchen aus zwei die Länge der beiden letzten Ringe erreichenden blattartigen oberen Teilen, einem dünnchaligen, halbkugligen, unteren Teil (zwischen diesen ragen der Penis und Adnexa heraus) und jederseits einem leicht gebogenen gegliederten, seitlichen Griffel. Alle diese Teile sind fein behaart. Die oberen, blattartigen Teile sind am Grunde verwachsen; ihr oberer Rand und die Spitze ist etwas eingeschlagen, und in der Mitte des ersteren sowie an letzterer findet sich eine Bürste aus kurzen, schwarzen Borsten; ihr unterer Rand trägt in der Mitte einen kleinen Zahn. — Beim Weibchen finden sich am Hinterleibsende zwei kurze, fast gerade Griffel.

Bei *Bittacus italicus* ist (ebenfalls nach BRAUER) der Hinterleib bei beiden Geschlechtern zylindrisch, nach hinten zu sehr allmählich und wenig verbreitert, nur in seitlicher Ansicht beim Weibchen hinten auffallend dicker. Die männlichen Analanhänge weichen hauptsächlich durch die Bildung der oberen Teile von denen der neuen Art ab, indem diese viel kleiner sind und, von oben gesehen, zusammen eine stumpfe Zange bilden. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich die Basis analog gebaut wie bei *B. hageni*: der freie Teil rinnenartig, am untern Rand, von der Seite gesehen, plötzlich hakig erweitert und daselbst mit einem kleinen Zahn versehen, im ganzen gegen den Grund mit seinen Rändern so gedreht, daß seine Fläche dagegen senkrecht steht. Die Spitze ist stumpf und nach innen konkav. Der obere Rand der Appendices superiores ist verdickt. Der untere Teil der Analanhänge ist ähnlich dem der neuen Art;

die seitlichen Griffel sind viel kürzer und liegen mehr eingezogen zwischen den oberen und unteren Teilen. — Die weiblichen Anhänge sind zwei gerade Griffel von etwas geringerer Größe.

Während beide Geschlechter fressen, erfolgt [von BRAUER (10) bei *Bittacus tipularius* F. beobachtet] die Begattung, wobei die Stellung gegeneinander so ist, daß die Unterseite der beiden Geschlechter einander zugekehrt ist.

In einer Arbeit von FELT (13) wird auch das Abdominalende von *Bittacus strigosus* HAG. kurz beschrieben. Abgebildet sind das 9. Segment mit 2 Klappen (harpe) und einem Haken (uncus), das 10. Segment mit einer „innern Klappe“ und einem medianen Faden, von dem weiter unten noch die Rede ist. Vom weiblichen Körperende mit 2 Anhängen (unsegmented appendages) gibt die Zeichnung nur ein undeutliches Bild.

Das Chitingerüst des Abdominalendes des von mir untersuchten *Bittacus australis* KLUG, das auf Taf. 29, Fig. 19 von der Dorsal-seite her gesehen dargestellt ist, zeigt beim Männchen folgenden Bau:

Im mittlern Teil desselben erhebt sich ein abgestumpfter Kegel *c*, in dessen Ende die Genitalmündung liegt. Ihr dorsaler Teil wird von einer abgerundeten Schuppe gebildet, die in der Mitte ihres Außenrandes einen ausgerundeten Einschnitt hat; ähnlich ist der ventrale Teil; nur ist die Schuppe etwas breiter und der Einschnitt stumpfer. Die starke Wand des Kegels setzt sich in eine dünnere Chitinhaut fort, an deren Grund sich jederseits ein griffelförmiges Gebilde *b* setzt, das an seinem Ende unsymmetrisch kolbenförmig verdickt ist. Während die bisher erwähnten Teile sparsam mit dünnen Borsten besetzt sind, deren Basis die gewöhnliche Gestalt hat, besitzt jener Kolben (daneben bei *b* stärker vergrößert) an seinem breitem Teil ungefähr 12 größere, kuglige Einsenkungen, deren Grund sich nach innen kegelförmig erhebt und eine starke, hervorragende Borste trägt. Wahrscheinlich haben wir es hier, nach Bildungen bei andern Insecten zu schließen, mit einem nervösen Endapparat zu tun.

Die unter dem Genitalkegel gelegene Ventralwand besteht aus zwei Seitenteilen und einem Mittelstück. Erstere (Fig. 20a) sind eiförmig und gehen am Grunde in die Chitinwand des Segments über. Ihr etwas zugespitztes Ende *c* trägt einen Einschnitt, dessen Ränder durch Leisten verstärkt sind (Fig. 20c), und in diesem Einschnitt artikuliert ein kleiner Anhang (*d*), dessen Innenrand eine

längliche Grube zeigt. In dieser sitzen büstenartig eine Anzahl Chitinborsten, von denen jede in einer Einsenkung steht. — Das Mittelstück (Fig. 20d), das am Grunde kegelförmig ist, trägt hier innen eine dreieckige Chitinplatte mit stärker chitinisierter Spitze, von der jederseits eine ebensolche Leiste ausgeht (*l*). Nach seinem Ende zu wird es plötzlich schmal, um in dieser Form sich eine kurze Strecke zu verlängern, dann abermals dünner zu werden und, sich nach oben biegend, einen großen Haken zu bilden, dessen Spitze wieder etwas zurückgebogen ist. Die Spitze selbst ist nicht nadelsondern lanzettförmig.

Dorsal liegt jederseits ein schmaler, flügelartiger Fortsatz Fig. 19c, welcher seitlich etwas nach unten umgebogen und an der Spitze verbreitert ist (Fig. 19) daneben. Der innere Rand dieser Verbreiterung ist, zum Unterschied von der übrigen Fläche dieser Klappen, mit kurzen, starken und schwarzen Borsten *s* besetzt, die kegelförmig sind.

FELT (13) berichtet noch bei *Bittacus strigosus* HAG. von einem eigentümlichen Organ, das er auch abbildet, das BRAUER bei den von ihm beschriebenen Formen nicht erwähnt und das ich auch bei *Bittacus australis* KLUG nicht vorfand. Es liegt median zwischen den breiten Anhängen des 10. Abdominalsegments des Männchens und ist ein langer, dünner Chitinfaden, der wie ein Schmetterlingsrüssel aufgewickelt ist. Auseinander gerollt und losgelassen, kehrt er schnell in seine Lage zurück. Er scheint nach FELT das Rudiment eines früher wichtigen Organs zu sein.

Am weiblichen Abdominalende von *Bittacus australis*, das Taf. 29, Fig. 35 von der Ventralseite, Fig. 37 in der Seitenansicht, sodaß rechts die Ventralseite liegt, darstellt, sind die letzten Körperringe abgeschrägt. Das 9. Segment trägt an seiner Unterseite 2 Klappen von dreieckiger Gestalt, deren Ränder in der Mittellinie zusammen liegen (Fig. 35v). Die abgerundeten Spitzen *a* sind mit starken, dunklen Borsten besetzt. Zwischen beiden Klappen liegt die Genitalmündung. Nach der Dorsalseite hin tritt am Hinterrand dieses Segments jederseits eine Leiste auf, und beide Leisten treten in der Mittellinie zu einer stumpfen, stärker chitinierten Spitze zusammen, wie Fig. 37 bei *c* zeigt und Fig. 35c durchscheinen läßt.

Das Analsegment *b* ist kegelförmig und mit längern, nach hinten gerichteten Borsten besetzt. Wie die Seitenansicht desselben Fig. 37b zeigt, wird es durch zwei Schuppen von trapezförmiger Gestalt begrenzt, die am Ende flach ausgerundet sind. Jederseits

am Grunde ist ein keulenförmiger Anhang $\frac{1}{2}$ eingelenkt, der dicht mit Borsten besetzt ist. Diese stehen in zylindrischen Vertiefungen der Chitinwand auf kegelförmigen Erhebungen an deren Grund und ragen mit den Spitzen aus der Mündung des Zylinders heraus (Fig. 36), haben also Ähnlichkeit mit den entsprechenden Bildungen am männlichen Abdominalende (vgl. Taf. 29, Fig. 19b).

Zwischen dem mit Klappen versehenen Genitalsegment und dem Analkegel liegt noch ein Körperabschnitt (Fig. 35 u. 37), der erst beim Auseinanderziehen der letzten Segmente deutlich zum Vorschein kommt. Es liegt also hier dasselbe Verhältnis vor, wie es S. 550 am Abdominalende der weiblichen *Panorpa* beschrieben wurde.

Boreus LATR.

Vom weiblichen *Boreus* beschreibt KLUG (2) eine „sehr gut ausgebildete, stark vortretende Terebra, deren Klappen mit spitzen Höckern besetzt sind, der Stachel dreieckig zugespitzt und unten vor der Spitze mit einem geraden Zähnnchen bewaffnet ist“.

BURMEISTER (3) unterscheidet am Abdominalende „eine obere und eine untere halbröhrlige Scheide, welche beide den zweiklappigen, doch mit der verdickten, pfriemenförmigen Spitze über beide Scheiden herausragenden Stachel einschließen. Die untere Scheide ist etwas länger als die obere und am Ende feinhöckerig“. Vom Männchen erwähnt BURMEISTER nur „einen dicken, tief in den Hinterleib hineingezogenen, zweiklappigen Copulationsapparat“.

Nach KOLENATI (5) bestehen die männlichen Genitalanhänge aus Haken, welche aus zwei Stücken zusammengesetzt sind, von denen das zweite oder der eigentliche Haken sich im Ruhezustand nach hinten und innen richtet. Zwischen diesen liegt der versteckte, häutige Penis. — Die Sexualorgane des Weibchens „bestehen aus einem Legestachel, welcher die Länge des Kopfes ausmacht und zusammengesetzt wird aus einem obern, hornartigen, hohlen, am Ende zugespitzten, dreigliedrigen, zylindrischen Stück, von dessen Gliedern das mittlere das längste ist, ferner aus einer breiten, zweiklappigen Unterklappe, welche kürzer ist als die vorigen, gegen die Spitze lederartig und rauh erscheint“.

BRAUER (11) zergliederte ein Weibchen, bei dem er kammförmige, aus 10 Eiröhren bestehende Ovarien fand. Die kurzen Eileiter vereinigen sich zu einem dickern Ausführungsgang. Das Receptaculum seminis ist äußerlich nierenförmig, zeigt sich aber beim Pressen aus zwei flaschenförmigen Teilen zusammengesetzt. Der stark ent-

wickelte Ausführungsgang ist sehr lang und bildet vor seiner Mündung eine große Schlinge.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung sind folgende: Am Abdominalende des männlichen *Boreus hiemalis* L. (Taf. 28, Fig. 16 seitlich, etwas von vorn, gesehen) trägt das Genitalsegment jederseits ein Gebilde, das, seitlich gesehen, den Eindruck eines Spinnenkiefers macht. Es besteht aus einer basalen, eiförmigen Schuppe (*b*), die an ihrem äußern Ende ein Gelenk trägt, in welchem sich ein Anhang (*c*) wie die Klinge eines Taschenmessers bewegen kann. Dieser Anhang ist am Ende verbreitert und zeigt hier zwei divergierende, umgebogene Haken, deren basale Verlängerung kammartig in jener Verbreiterung verläuft (Fig. 17 zeigt diese Teile bei stärkerer Vergrößerung). Die Ränder des verbreiterten Teils sind fein gesägt; die Oberfläche ist mit feinen Borsten bedeckt. — Zwischen diesen abdominalen Schuppen liegt im Grunde ein Chitingebilde, dessen Gestalt Fig. 18 auf Taf. 28 darstellt. Vor dem mit langen Borsten besetzten Analkegel (*a*) sieht man zwei Höcker (*b*), deren Basis in Leisten ausläuft. Die medialen gehen zu einer Platte (*c*), die durch etwas längere Beborstung ausgezeichnet ist. Die abgerundeten Flächen auf der Dorsalseite dahinter haben jederseits einen Höcker (*d*), der starke, schwarze Borsten trägt. Den Zusammenhang dieser einzelnen Stücke mit der Genitalmündung konnte ich an dem einen mir zur Verfügung stehenden Exemplar leider nicht feststellen.

Von den 10 Abdominalsegmenten des Weibchens sind die letzten zu einer schnabelförmigen, am Ende zugespitzten Röhre ausgezogen. Sie besteht, wie auch aus den ältern Autoren zu ersehen ist, aus einem unpaaren Dorsalteil (Fig. 40 *D* auf Taf. 29) und zwei Ventralstücken (*V*). Das Dorsalstück sitzt an einer Schuppe (*s*) und ist an seinen seitlichen Rändern nach der Unterseite umgerollt, wie Fig. 38 zeigt. Außen ist dieser Teil sehr dicht mit feinsten Stacheln bedeckt, die über den umgerollten Innenrand nach außen ragen und diesem ein sägeartiges Aussehen geben. Nach hinten zu wird das unpaare Dorsalstück etwas schmaler und ist am Ende auf der Oberseite tief eingeschnitten. In diesen Einschnitt (*i*) paßt das zugespitzte Anhangsstück (*a*) und ist in ihn gelenkig eingefügt. Seine Ventralseite zeigt eine ungefähr dreieckige Vertiefung, an deren Basis eine beborstete Platte (*b*) liegt. — Die beiden Ventralteile (Fig. 40 *V*) schließen in der Mittellinie auf ungefähr zwei Drittel ihrer Länge aneinander und divergieren dann ein wenig. Ihr Ende wird von dem spitzen Anhang des Dorsalstückes überragt. Jeder der beiden

Teile ist der Länge nach umgerollt, wie Fig. 39 zeigt, wird aber nach dem Ende hin schmal und flach und ist dort löffelförmig abgerundet. Dieser letzte Abschnitt ist außen nicht sehr dicht mit kurzen, schwarzen Borsten bekleidet, von KLUG und BURMEISTER als Höcker beschrieben, deren dünne Spitze auf die in Fig. 39a Taf. 29 dargestellte Weise umgebogen ist.

Berlin, im September 1907.

Literaturverzeichnis.

1. DEGEER, Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. Uebers. v. GÖTZE, Vol. 2, Teil 2, Nürnberg 1779.
 2. KLUG, Versuch einer systematischen Feststellung der Insektenfamilie: Panorpatae (usw.), in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1838.
 3. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie, Vol. 2, Teil 2, Berlin 1838.
 4. BRANTS, Ontledkundige Beschouwing van de Schorpioenvlieg, in: Tijdschr. natuurl. Gesch. Physiologie, herausg. v. VAN DER HOEVEN u. DE VRIESE, Leiden 1839.
 5. KOLENATI, Der Gletschergast, in: Bull. Acad. Sc., phys.-math. Cl., Vol. 5, No. 4, Petersburg u. Leipzig 1847.
 6. FREY-LEUCKART, Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Tiere, Leipzig 1847.
 7. SIEBOLD, Lehrbuch der vergleich. Anatomie der wirbellosen Thiere, Berlin 1848.
 8. LOEW, Abbildungen und Bemerkungen zur Anatomie einiger Neuropterengattungen, in: Linnaea entomol., Vol. 3, 1848.
 9. BRAUER, Entwicklungsgeschichte der *Panorpa communis*, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 7, 1851.
 10. —, Ueber die Lebensweise des *Bittacus tipularius* F., in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 3, 1853.
 11. —, Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues und der Verwandlung der Neuropteren, *ibid.*, Vol. 5, 1855.
 12. —, *Bittacus Hageni*, *ibid.*, Vol. 10, 1860.
 13. FELT, The Scorpion-Flies, in: New York State Mus. 48. Annual Report, 1894, Albany 1895. (Im Appendix.)
 14. GROSS, Untersuchungen über die Histologie des Insectenovariums, in: Zool. Jahrb., Vol. 18, Anat., 1903.
-

Erklärung der Abbildungen.¹⁾

Tafel 28.

Fig. 1. Schema des männlichen Genitalapparats von *Panorpa communis*.

T Hoden, *Vd* Vas deferens, *Vs* Vesicula seminalis, *Ga* Anhangsdrüse der Vesicula, *C* ausführende Kanäle, *De* Ductus ejaculatorius, *P* Peniskapsel, *Gb* Anhangsdrüse über der Peniskapsel.

Fig. 2. Längsschnitt durch den Hoden von *Panorpa* (S. 543).

Ve Vasa efferentia.

Fig. 3. Querschnitt durch den 3. Abschnitt des Hodens von *Panorpa*.

Ve Vasa efferentia.

Fig. 4. Querschnitt durch den 1. Abschnitt des Hodens von *Panorpa*.

Fig. 5a u. b. Querschnitte durch die Vesicula seminalis von *Panorpa*.

Fig. 6. Ventralansicht des Abdominalendes von *Panorpa*. ♂. (Der ventrale, gabelförmige Teil ist fortgelassen.)

A Teile des birnförmigen Segments (S. 545), *B* Zangenglieder (S. 546), *C* Lage des Analkegels, *D* Genitaldeckel (S. 546), *E* blattartige Anhänge (S. 546), der linke durchsichtig gedacht, *F* zapfenförmige Anhänge (S. 547), Fig. 7 vergrößert und Fig. 8 im Längsschnitt, *G* Mittelstück (S. 547).

Fig. 7. Zapfenförmiger Anhang (aus Fig. 6 *F*) vergrößert.

Fig. 8. Längsschnitt durch den zapfenförmigen Anhang mit seinen benachbarten Teilen (S. 547).

F Zapfen, *N* Nerven, *P* Peniskapsel, *G* Schnitt durch den Seitenrand des Mittelstücks *G* aus Fig. 6.

Fig. 9. Querschnitt durch die paarigen ausführenden Kanäle (im Schema Fig. 1 *C*) (S. 547).

1) Der Kürze halber und um Wiederholungen zu vermeiden, ist bei den einzelnen Figurenerklärungen auf die betreffende Seite des Textes hingewiesen.

Fig. 10, 11, 12. Längsschnitte durch das birnförmige Genitalsegment von *Panorpa*, ♂; Fig. 12 seitlich, Fig. 10 etwas weiter median gelegen, Fig. 11 ungefähr median.

C einer der ausführenden Kanäle (S. 547), *De* Ductus ejaculatorius (S. 548), *P* Peniskapsel mit Septum und Teilen der übrigen hineinragenden Gewebe (vgl. Taf. 29, Fig. 24—27) (S. 548), *Gb* Querschnitte durch die Anhangsdrüse der Peniskapsel (S. 549), *N* Nerven, *Tr* Tracheen, *G* Schnitt durch das Mittelstück (Fig. 6*G*) (S. 547).

Die übrigen Teile, die Muskulatur und die Gestalt der Schuppe finden sich in der Beschreibung S. 545.

Fig. 13. Die letzten Segmente des Abdomens von *Panorpa*. ♂.

S Hauptteil des Segments, *Sq* Schuppe.

Fig. 14. Schuppe *Sq*, vom Segment abgelöst; ventrale Ansicht.

Fig. 15. Schuppe *Sq*, seitliche Ansicht.

Fig. 16. Abdominalende des Männchens von *Boreus hiemalis*, seitlich und etwas von vorn gesehen (S. 559).

Fig. 17. Hakenanhang Fig. 16, umgewendet und stärker vergrößert.

Fig. 18. Mediane Teile des Abdominalendes von *Boreus*. ♂.

Tafel 29.

Fig. 19. Abdominalende des Männchens von *Bittacus australis*. Dorsale Ansicht (S. 556).

b kolbenförmiger Anhang am Penisgrund, stärker vergrößert, *s* Dorsalschuppe, etwas nach innen gedreht, daneben vergrößerte Borsten von ihrem Rand.

Fig. 20. Teile der Ventralschuppe des Genitalsegments von *Bittacus*.

a Seitenstücke, *c* oberes Ende derselben, stärker vergrößert, mit dem dazu gehörigen Anhang und dessen Borstenleiste, *d* Mittelstück mit dem peitschenförmigen Haken.

Fig. 21. Querschnitt (stärker vergrößert) durch die Anhangsdrüse der Peniskapsel von *Panorpa* (Schema Fig. 1*G*).

Fig. 22. Querschnitt durch den Ductus ejaculatorius von *Panorpa* Schema Fig. 1*De*; Längsschnitt Fig. 11*De*).

Fig. 23. Zellen der Peniswand von *Panorpa* (S. 548).

Fig. 24, 25, 26, 27. Querschnitte durch Peniskapsel, Penis und Ductus ejaculatorius von *Panorpa* (S. 548).

C Peniskapsel, *S* medianes Septum derselben, *De* Ductus ejaculatorius, *P* Penis.

Fig. 28. Querschnitt durch das Abdominalende des Männchens von *Panorpa* hinter der Genitalmündung.

Fig. 29. Schema des weiblichen Genitalapparats von *Panorpa*.

Od Oviducte, *Ode* Oviductus communis, *Ga* Anhangsdrüsen mit Ausführungsgang, *B* Bursa copulatrix (?), *G* drüsenartiger Ausführungsgang der Bursa, *R* Receptaculum seminis (?), *Ra*, *Rb* Ausführungsgänge des Receptaculums.

Fig. 30. Das auf dem Grund des 9. Abdominalsegments der weiblichen *Panorpa* liegende Chitingebilde (Schema Fig. 29 *Ra*; Längsschnitt Fig. 34 *Ra*) (S. 553).

Fig. 31. Weibliches Abdominalende von *Panorpa* (S. 550), von der Ventralseite.

V Ventralklappe des 9. Segments, *a* Einsenkung der Analöffnung, *b* Höcker an deren Basis, daneben stärker vergrößert.

Fig. 32, 33. Querschnitte durch das Mündungsgebiet der weiblichen Genitalgänge von *Panorpa*.

Ra oberer Ausführungsgang des Receptaculums, im Chitinkegel Fig. 30 und Fig. 34 *C* gelegen, *Rb* unterer Ausführungsgang des Receptaculums.

Fig. 34. Längsschnitt durch das weibliche Abdomen von *Panorpa*.

Ode Oviductus communis (S. 551), *Ga* 1, 2, 3 Anhangsdrüse und deren Ausführungsgang in Querschnitten, *B* Bursa copulatrix (?), *G*, *g* drüsiger Ausführungsgang der Bursa, teilweise querschnitt, *R* Receptaculum seminis (?), *C* Chitinkegel (Fig. 30), *Ra* oberer, *Rb* unterer Ausführungsgang der Bursa (S. 552).

Fig. 35. Weibliches Abdominalende von *Bittacus australis*, ventrale Ansicht (S. 557).

Fig. 36. Borsten der kolbenförmigen Analanhänge des Weibchens von *Bittacus*, stärker vergrößert.

Fig. 37. Weibliches Abdominalende von *Bittacus australis*, seitliche Ansicht; rechts die Ventralseite.

Fig. 38. Ende des Dorsalstückes des weiblichen Abdominalendes von *Boreus hiemalis* (S. 559).

Fig. 39. Eine der beiden Ventralschuppen des weiblichen Abdominalendes von *Boreus*.

Fig. 40. Weibliches Abdominalende von *Boreus*, seitliche Ansicht.

D Dorsalstück, *V* Ventralstück.

Studii sull' embrione di Seppia.

Pel

Dr. Arcangelo Distaso in Napoli.

Colle tavole 30—35 e 13 figure nel testo.

Contenuto.

1. Introduzione.
2. Sull' orientazione dei Cefalopodi.
3. Tecnica.
4. Circolazione venosa nella Seppia e nell' embrione.
5. L'origine del sistema venoso. La trasformazione del seno.
6. Origine della Vena cava.
7. Cavità secondaria del corpo.
8. Lo stadio nautiliforme.
9. Glandola genitale.
10. Cuore branchiale.
11. Il rene dei Cefalopodi.
12. Cuore. Origine e forma.
13. Origine dell' arteria cefalica.
14. Arteria genitale.
15. Filogenia del sistema arterioso nei Molluschi.
16. Considerazioni sul rene dei Molluschi.

1. Introduzione.¹⁾

Non mancano lavori embriologici sulle prime fasi di sviluppo dei Cefalopodi; anzi su questo argomento vi è una buona ed interessante letteratura; ma gli ulteriori stadii della seppia, eccettone

1) Mi è grato dovere esprimere al Prof. A. DOHRN tutta la mia riconoscenza per aver messo a mia disposizione tutti i mezzi, per il completamento del presente lavoro.

il lavoro del KOELLIKER, non hanno avuto finora un' adeguata trattazione. Invece, sullo sviluppo del *Loligo* esistono parecchi lavori, ai quali del resto sono costretto a riferirmi; il lettore, quindi, non si meravigli se mi riporto spesso al lavoro del FAUSSEK sul *Loligo*. — Ho creduto ciò necessario in primo luogo, perchè l'A. ha studiato, oltre al *Loligo*, embrioni di seppia; secondo, perchè il lavoro ha un titolo abbastanza più grande del contenuto, esso suona: „Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden“. Per le ragioni sopradette, per le conclusioni cui arriva il FAUSSEK e per stabilire della comparazione ho creduto opportuno, in molti punti del mio scritto, prendere in considerazione le vedute del FAUSSEK e confrontarle coi miei risultati. — Di più, aggiungo, che molte mie osservazioni sulla seppia, come si vedrà, collimano perfettamente con quelle del BOBRETZKY sul *Loligo* e discordano con quelle del FAUSSEK.

Il lavoro pregevolissimo, come il FAUSSEK si esprime, del BOBRETZKY non mi è stato possibile rintracciarlo, quantunque ne abbia fatto richiesta a parecchie biblioteche. Intanto mi servo del sunto che il FAUSSEK ne ha dato.

Nelle seguenti pagine tratterò del complesso celomatico (cuore, pericardio, rene) e dei cuori branchiali, dal punto di vista morfologico, essendomi servito dell' istologia soltanto come di ausilio per rendere più evidenti le conclusioni, cui arrivo. — In ultimo, mi sono ingegnato di poter trarre dalle mie osservazioni sull' embrione di Seppia e da quelle degli altri Autori sullo sviluppo e sulla Morfologia dei Molluschi, delle conclusioni generali, le quali credo autorizzate allo stato attuale della Scienza.

2. Sull' orientazione dei Cefalopodi.

Poche parole per intenderci su questo argomento non mi sembrano fuori di luogo, tanto più che assodato un principio e la terminologia, vi ricorrerò per le considerazioni morfologiche e per la comparazione colle altre classi.

Vi sono due tendenze nella Scienza sull' orientazione dei Cefalopodi: la fisiologica e la morfologica: La prima è rappresentata dal JATTA, la seconda dall' HESCHELER.

Secondo il JATTA, in una seppia, la porzione dorsale è quella dove resta la conchiglia; la ventrale è la porzione del mantello coi suoi relativi organi, l' anteriore dove resta la testa e le braccia: la posteriore, finalmente, dove finisce la conchiglia: insomma l' orientazione.

secondo JATTA, è la posizione che l'animale ha quando nuota. — Non si può negare la praticità di tale idea, per la semplicità e per la subitanea comprensione della posizione organica; però, per chi vuole istituire comparazioni, è impossibile servirsi di tale orientazione. HESCHELER, invece, orienta il Cefalopodo, esprimendosi nella seguente maniera: „Man muß den Körper eines Cephalopoden so orientieren, daß die Spitze des Eingeweidesackes (die ein Laie für das hintere Körperende halten würde) zu oberst liegt, also den höchsten Punkt des Rückens bildet, der Kopf mit seinen Fangarmen aber unten liegt.“

Per comprendere chiaramente ciò che l'HESCHELER dice, bisogna aver presente che l'intestino dei Cefalopodi si presenta come un U coricato, in cui la porzione incurvata si trova nella porzione posteriore del corpo alla quale vi arriva un braccio dall' esofago e l'altro vi parte che va a sboccare nell' ano. S'intendano i rapporti come nella posizione fisiologica. Così il complesso palleale, che originariamente si dovrebbe trovare dorsalmente, viene a trovarsi ventralmente all' intestino. Ora, poniamo il cefalopodo con la testa rivolta al suolo e la punta estrema della conchiglia superiormente, e immaginiamo di poter far pressione sulla porzione dorsale, si avrà in tal modo che le due braccia dell' U coricato si divaricheranno e si distenderanno in un piano, per cui l'ano verrebbe ad occupare la posizione opposta alla bocca, posteriormente, cioè: la punta estrema che era posteriore diventerà dorsale e il complesso palleale, che era ventrale, per la distensione dell' intestino, al quale è legato, verrà a porsi dorsalmente. In tal modo si saranno raggiunte le condizioni morfologiche di un mollusco primitivo.

Peraltro, per non rendere più difficili i rapporti degli organi, di quello che effettivamente sono, e per non ricorrere, ogni volta che devo confrontare i miei risultati con quelli degli Autori a me precedenti, ad un lungo, ingarbugliante giro di parole, preferisco servirmi della terminologia in senso fisiologico, come si è fatto finora.

3. Tecnica.

Tagliare il vitello, in generale, è una grande difficoltà; tagliare l'embrione di seppia è un problema.

Il mio materiale, ricevuto dalla Stazione Zoologica di Napoli, fu fissato in sublimato e acido picrico; però, devo subito aggiungere, che il sublimato rende migliori servigi per la conservazione dei tessuti; invece, l'acido picrico distrugge il protoplasma, e cosa

curiosa, colle reazioni all'ematossilina ferrica il nucleo non prende mai un aspetto fine e magnifico come col sublimato. Gli embrioni molto piccoli si tagliano col solito metodo della paraffina, senza difficoltà alcuna, usando come intermedio l'olio di cedro, che io sostitui posteriormente con maggior successo col cloroformio. Però negli embrioni più adulti il metodo della paraffina sola non va, poichè quando potevo ottenere tagli in serie, ciò che non è una cosa che succede ogni volta che si taglia, il vitello era stracciato e mi portava nei successivi trattamenti o alla perdita delle sezioni o all'accartocciamento o alla sovrapposizione di esse sulle porzioni dell'embrione che io dovevo attentamente seguire e modellare. Applicai il metodo del JORDAN che è una modificazione della doppia inclusione, in cui egli alla soluzione di celloidina 2—3% aggiunge l'olio di cedro nelle proporzioni di una parte su quattro di soluzione di celloidina. In questa soluzione i pezzi restano parecchi giorni, s'includono e poi s'indurisce nei vapori di cloroformio, donde in xilolo o benzolo con qualche goccia di olio di cedro, di qui in paraffina e benzolo con alcune gocce di olio ancora e poi paraffina pura, che si cambia più volte. Questo metodo non mi dette buoni risultati se non con una sostituzione del liquido intermedio e con qualche modificazione nelle soluzioni di celloidina. Si sa che il cloroformio ha un'azione fluidificante sul vitello, applicai tal principio al vitello morto, i risultati furono migliori che nelle manipolazioni precedenti. All'unica soluzione di celloidina del JORDAN sostitui le 3 soluzioni solite fino a quella all'8%, in cui però, salendo la densità della soluzione di celloidina, diminuivo la percentuale di olio di cedro (perfettamente anidro), includevo nella soluzione di celloidina di massima concentrazione, indurivo nei vapori di cloroformio con qualche goccia di olio di cedro, poi passavo direttamente in cloroformio puro che cambiavo due volte, quindi in cloroformio e paraffina, poi paraffina. Nella stufa bisogna tenere i pezzi il minimo tempo possibile: io li tenevo soltanto, per tutti i passaggi, una mezza ora. — I risultati furono splendidi, potetti avere serie, senza che vi mancasse una sezione, ottenni nastri e tagli fino a 3μ di spessore. Per ottenere nastri al microtomo bisogna lasciare sufficiente paraffina attorno al blocco di celloidina.

La colorazione è anche penosa, poichè il vitello oscura i fini rapporti che io volevo studiare e si colora molto intensamente coll'ematossilina ferrica specialmente — colorazione che io usai a preferenza delle altre. — Però casualmente mi riuscì di vedere che, immergendo

il porta oggetti, durante la differenziazione nella soluzione ferrica, nella soluzione di allume all' 1^o %, il vitello si scolora abbastanza prontamente, sempre con maggior sollecitudine che gli altri tessuti — di modo che potetti scolorare completamente il vitello e differenziare splendidamente gli altri tessuti. Bisogna, naturalmente, attentamente vigilare le operazioni ed avere un poco di pratica.

4. Circolazione Venosa nella Seppia e nell' embrione di Seppia.

Cerco, come in ogni capitolo, di dare sempre un' idea dei rapporti nell' adulto prima di passare alle osservazioni sull' embrione.

Esiste, come si sa, nella seppia e nei Cefalopodi, e in generale nei Molluschi, un seno d'importanza straordinaria per l'economia dell' animale: il cosiddetto seno cefalico. — Esiste di più nella seppia, addossato alla conchiglia, una lacuna che, come vedremo, embrionalmente, è un seno di diversa importanza funzionale a seconda dello stadio di sviluppo dell' animale: esso è il seno posteriore, il quale nell' adulto è di poca o di nessuna entità.

Il seno cefalico resta al disotto degli occhi, o per meglio dire, attornia la testa, dove riceve lo sbocco delle diverse vene delle braccia, si riunisce poi dietro all' imbuto, dando origine alla vena cefalica che è un tronco unico che discende al lato sinistro del fegato, la quale si pone nella porzione anteriore della borsa, riceve lo sbocco delle Vene dell' imbuto, di quelle delle faccia anteriore del fegato, più in basso un ramo della borsa e, arrivata ai due terzi di questa, si biforca in due tronchi che si diramano l'uno a destra l'altro a sinistra, costituendo le cosiddette vene cave. — Nel punto di biforcazione di ognuna di esse si trova una forte valvola, chiamata dal CUVIER valvola semilunare.

Immediatamente dopo la biforcazione, le vene cave ricevono i rami venosi dell' intestino e della porzione posteriore del fegato, ma che si rendono in direzione opposta a quella in cui scorre il sangue nelle vene cave; poi un ramo del testicolo o dell' ovario a seconda del sesso al lato destro; al lato sinistro, inoltre, vi arriva sangue dal fegato, dallo stomaco e dalle parti vicine all' esofago. Nella porzione sinistra, per non confondere, manca una vena della borsa e una genitale, ma in loro vece si trova la vena mesenterica. I rami delle vene cave discendono ancora un poco, poi risalgono e vanno a sboccare nel cuore branchiale di ciascun lato. Ogni cuore branchiale, inoltre, riceve al suo inizio un' altra vena che porta il

sangue delle parti laterali della borsa e del ligamento carnosso (come lo chiama il CUVIER) che sopporta le branchie.

Cosicchè, tutto il sangue venoso del corpo viene incanalato mediante grossi e piccoli vasi nelle vene cave e da esse portate nel cuore branchiale di ciascun lato, dal quale il sangue vien trasmesso alle branchie.

Del seno posteriore, non si trova nella letteratura sull' adulto alcuna descrizione, però esso nell' embrione ci occuperà, ed estesamente, seguendolo fino alla sua riduzione. — Il BOBRETZKY, col quale il FAUSSEK è d'accordo, dette al seno posteriore la sua giusta parte nell' economia dell' animale, senza però seguirlo nelle sue trasformazioni ulteriori.

Il FAUSSEK ritiene che il sistema sanguigno (lui comprende con questa denominazione: vene cave, il seno posteriore e gli organi contrattili) ha origine come cavità o fessura nella porzione posteriore del mesoderma. Inoltre, le vene cave hanno origine, secondo lui, per un processo molto curioso, e propriamente: il seno posteriore si allarga inferiormente da una parte e dall' altra del vitello fra esso e la parete del corpo in un canale, il quale rappresenta l'abbozzo delle vene cave. Nell' accumulo del mesenchima circostante ha poi, secondo l'A., origine il celoma. — Manca, peraltro, in tutti i lavori embriologici un' accurata ricerca della circolazione embrionale.

Proprie osservazioni.

Il seno posteriore nelle condizioni embrionali. Il seno posteriore merita una particolareggiata descrizione, poichè quest' organo, d'importanza solamente embrionale, è il punto di partenza di tutto lo studio morfologico, che ci occuperà. Esso, in embrioni del tutto giovani, ove non esiste alcuna differenziazione organica, si presenta come una grossa lacuna sanguigna, che si estende dalla porzione posteriore del corpo fino alla bocca, non con le istesse dimensioni e non colle istesse vicissitudini, come vedremo prossimamente. Esso è limitato dorsalmente dalla glandola della conchiglia, ventralmente dalla cavità che posteriormente diverrà branchiale e lateralmente dal mesenchima del corpo, che più tardi darà la muscolatura. — La Fig. 1 S rappresenta un taglio trasverso dell' embrione più giovane che posseggo e mostra chiaramente i rapporti del seno cogli organi circostanti nella parte posteriore del corpo, ventralmente e lateralmente.

Il seno, in questo periodo, è l'unica porzione nella quale possono avvenire gli scambi organici per mezzo delle pareti del corpo, di cui il mesenchima non è del tutto compatto e vi può penetrare il sangue a ossigenarsi, esistendo, in questo momento, soltanto l'abbozzo delle branchie. Interessante è esso, ancora, perchè vi si bagna l'organo vitellino, donde il sangue rileva i materiali nutritizi, passando questi attraverso l'esile membrana vitellina, per adoprarli negli scambi organici. Alle pareti del seno, quella che si appoggia alla futura cavità branchiale esclusa (Fig. 1), vi si rinvengono una quantità di cellule mesenchimatoze, le quali, fornite di esili pareti protoplasmatiche, emettono da ambo i poli prolungamenti, che intrecciandosi l'un coll' altro, formano una rete bellissima.

In stadii posteriori, nella porzione anteriore specialmente, ove il celoma ha preso forti proporzioni, si osserva che la rete si estende tra la glandola della conchiglia e la parete dorsale del celoma, prendendo proporzioni maggiori.

In questa rete, oltre alla specie di cellule a prolungamenti bipolari, che ho sopra fuggevolmente descritti, si trova, quasi costantemente, una seconda specie di cellule, le quali sono a nucleo rotondo, con un alone protoplasmatico e prive assolutamente di prolungamenti. — Queste cellule hanno per lo più forma rotonda ed io le ritengo cellule sanguigne, derivanti dal mesenchima del corpo. Alcune di esse mi è stato dato osservarle in divisione diretta.

Seguiamo le vicende del seno, andando dalla porzione posteriore verso la porzione cefalica dell'embrione. Poche sezioni dopo il taglio rappresentato nella Fig. 1, in cui la cavità branchiale è rappresentata da due porzioni che poi si fonderanno nell' unica cavità come nell'adulto, si scorge l'esistenza dell'organo vitellino, il quale non si presenta nel centro del seno, ma è posto in questo eccentricamente, accostandosi di molto alla parete della cavità branchiale.

Fra le due porzioni della cavità branchiale, il mesenchima fa una sporgenza nel seno, come si vede in Fig. 2 *sp.*, della quale impareremo presto a conoscere la sua importanza, che si riveste esternamente, cioè nel lato che è bagnata dal seno, da una fila di cellule piatte. — Accostandoci ancor più alla porzione cefalica, incontriamo la porzione del seno dello stadio precedente, posta tra la parete ventrale dell'organo vitellino e la parete dorsale della cavità branchiale, occupata dall'abbozzo del complesso celomatico e dei cuori branchiali. A tale livello, e in tale stadio, si vedono ben chiaramente gli abbozzi di questa nuova formazione, della quale seguiremo passo passo

le sue evoluzioni. Il seno perciò si trova ora ridotto alla porzione esistente tra la parete dorsale dell'organo vitellino e la glandola della conchiglia, dorsalmente; lateralmente a quella esistente tra l'organo vitellino e le pareti del corpo e ventralmente all'avanzo del seno che resta tra il celoma e la cavità branchiale e che diventerà le vene cave, come vedremo in altro capitolo.

Volendo farci un'idea della circolazione dell'embrione in questo momento di sviluppo, diremo che il sangue, che nella parte posteriore del l'organo vitellino, viene incanalato per la porzione mediana del seno, che si trova dorsalmente adesso verso la testa e per le piccole cave che si trovano ventralmente all'organo vitellino verso la regione branchiali. — A questo livello nasce l'intestino posteriore in cui s'introflette l'organo vitellino: in questo punto avverrà posteriormente la comunicazione tra l'intestino medio e posteriore.

Dopo il suddetto breve accenno di comunicazione, l'intestino posteriore si ripiega ad U, che col braccio esterno va a porsi al disotto dell'epitelio del corpo nella porzione ventrale, in mezzo all'abbozzo pari delle branchie e propriamente nella linea mediana del corpo. Questo posto interessantissimo ci occuperà un'altra volta, in cui sarà più facile proiettarne i rapporti. Adesso l'organo vitellino s'ingrandisce straordinariamente tanto da occupare quasi tutta la porzione fino al mesenchima che circonda lateralmente il corpo: del seno resta soltanto una piccola, stretta lacuna che circonda attorno attorno l'organo suddetto.

Siamo già nell'estremo dell'intestino posteriore, il quale sbocca esternamente per mezzo dell'ano. Intanto l'organo vitellino si continua cogli stessi sopradescritti rapporti fino ai globuli oculari, al disotto dei quali si osserva una rete delicata, che formerà i cosiddetti corpi bianchi. — Qui la stretta lacuna che accompagna l'organo vitellino si mette in comunicazione coi corpi bianchi, estroflettendosi il vitello nell'insenatura che detti corpi formano. Questa estroflessione, devo presto aggiungere, l'ho soltanto osservata dal lato sinistro. Qui non esiste un vero e proprio seno, ma la lacuna perivitellina si mantiene sempre stretta, di eguale dimensione a quella che incontriamo prima dell'origine dei corpi bianchi.

Una prima considerazione che ci è permessa trarre dalle precedenti osservazioni si è che il seno cefalico non esiste al principio dello sviluppo; ma esso si forma di pari passo, come si vedrà prossimamente, colla riduzione dell'organo vitellino.

Uno stadio posteriore in cui i rapporti degli organi sono più chiari ci darà maggiori schiarimenti. In questo stadio è già formato il celoma, il complesso celomatico e i cuori branchiali. Nella porzione posteriore il seno si presenta come nel 1° stadio già descritto, però anteriormente nasce il celoma, il quale dapprincipio occupa una posizione addossata alla cavità branchiale, ma poi si allarga, respingendo, dorsalmente, il seno verso la conchiglia e occupandone una porzione; quindi il seno, andando verso la porzione cefalica dell'embrione, viene a mano a mano a ridursi. Le Figg. 2, 3, 4 e 5 *S* sono stadii di passaggio i quali mostrano come il celoma prenda origine e come si allarghi straordinariamente, riducendo il seno sanguigno, e formando poi una sola cavità dalle due primitive.

Il vitello già in questo stadio non ha le istesse dimensioni che in quello precedente; il seno, però, si conserva in forma di lacuna che lo attornia.

Interrompo qui la descrizione di questo stadio, poichè devo ripigliarlo nella descrizione dell'origine delle vene cave, con le quali le variazioni del seno sono connesse. Colà troverà posto una descrizione più particolareggiata.

Intanto il corpo dell'embrione si è arrotondato in questo stadio e l'organo vitellino diminuisce in dimensioni e si arrotonda anch'esso.

Adesso, nella porzione cefalica l'organo vitellino, che prima occupava tutto lo spazio tra le pareti del mesenchima, diviso da questo per mezzo di una breve lacuna sanguigna, si arrotonda e si riduce, ingrandendosi in tal modo il seno, che comunica coi corpi bianchi, in maniera da dare origine ad una cavità abbastanza grande, la quale ingrandirà ancor più negli stadi posteriori, dando luogo in tal guisa al seno cefalico, il quale raccoglierà il sangue venoso, refluo dagli organi cefalici.

Dunque, il seno cefalico dell'adulto sappiamo ora che si forma dallo spazio lasciato dal ridursi dell'organo vitellino al livello dei corpi bianchi.

In stadii più inoltrati il seno posteriore si riduce ancor più, il celoma, i cuori branchiali crescono smisuratamente, esso perde fin da stadi precoci la sua caratteristica; la rete di connettivo, che ho sopra descritto, assume l'aspetto di un tessuto fitto e soffice, posto tra il celoma e la glandola della conchiglia. — Queste condizioni sono molto chiare in un taglio sagittale rappresentato dalla Fig. 13 *S*. Questa è l'involutione del seno posteriore, il quale presto che le branchie si sono sviluppate e la circolazione ha assunto la

differenziazione in arteriosa e venosa, non ha più nessuna utilità per l'organismo e quindi regredisce, al contrario del seno cefalico, che subisce una evoluzione.

Il FAUSSEK opina (p. 116) che il seno posteriore nell'adulto si trasformi in „ein gewöhnliches Blutgefäß“ o per meglio spiegarci nella vena genitale. — Come si vede in Fig. 13 *vpc* è certo che la vena genitale sbocca nella lacuna (*S*), ultimo indizio nell'adulto del seno posteriore, ma se possiamo ammettere che la parte in vicinanza della glandola genitale prenda rapporti con la vena genitale, la parte ad essa superiore non vi ha nulla a che fare. Io opino che quella lacuna, posta nella porzione ventrale della conchiglia, permanga anche nell'adulto e non diventi in nessuna maniera un vaso, ma ivi pervenga il sangue che è servito agli scambi della glandola genitale e dei tessuti adiacenti, per essere incanalato nella vena genitale.

5. L'origine del sistema venoso. La trasformazione del seno.

La prima formazione interessante, che cade sotto gli occhi, in un embrione abbastanza avanzato nello sviluppo, è il seno piccolissimo che si trova accollato all'organo vitellino, il quale comunica col seno posteriore, che è ridotto in questo periodo ad una semplice lacuna. Detto seno è una formazione pari che si trova da una parte e dall'altra del corpo, al livello dello sbocco della vena cava nel cuore branchiale, addossato all'organo vitellino e esternamente limitato: nella porzione laterale-esterna dalla muscolatura del corpo e ventralmente, dalla porzione prossimale alle vene cave, scorre in una scanalatura, formantesi nel celoma, la quale ha certamente origine per opera della corrente sanguigna. — In una sezione trasversa, come nella Fig. 6, si vede, ventralmente, il celoma diviso da un vaso (*ad*). Invece, effettivamente, esso si eleverà, in sezioni susseguenti, sul cuore arterioso e branchiale.

Come mostra la Fig. 6 il vaso (*ad*) mette in comunicazione il seno posteriore colle vene cave ed esso stesso non è che l'avanzo del seno posteriore, che primitivamente, innanzi che il celoma si formasse, attornia l'organo vitellino e che permane anche nell'adulto a formare le vene intestinali.

Non credo cada alcune dubbio sull'omologia che io ho stabilito, poichè la posizione e lo sbocco sono come nell'adulto. Esso, secondo me, è di un grande momento fisiologico, perchè è l'unico modo per

cui negli stadi di organizzazione dell' animale e nelle sue trasformazioni, l'organismo può utilizzare, portandoli nella circolazione, i materiali nutritizii del vitello.

La Fig. 6 rappresenta soltanto la porzione destra del corpo, nella sinistra le cose si comportano nell' istessa maniera.

Proseguiamo ad esaminare il sistema venoso che è stato molto trascurato finora e diamo uno sguardo alla Fig. 13, la quale rappresenta un taglio sagittale, nel quale mi è riuscito dare l'insieme di tutti i vasi venosi, che riscontriamo nell' embrione di seppia.

Cominciamo col seno cefalico il quale, come si vede nella Fig. 13. (Sc) va dalla porzione dorsale dell' embrione, bagnando attorno il sistema nervoso centrale, alla porzione ventrale, sempre costeggiando il sistema nervoso, ove si rivolge ad arco e raccoglie il sangue venoso refluo dalle braccia, scende poi nella porzione ventrale, addossato sempre al complesso dei gangli nervosi, alla fine del quale e dirimpetto alla glandola pedale dà origine alle valvole; scende poi ventralmente formando la vena cefalica (I7), che costeggia il vitello, raccoglie quivi il sangue della porzione media dell' intestino, e si divide in due rami, che rappresentano le due vene cave (Ic). Quivi sboccano i rami, dell' intestino posteriore, come è facile convincersi dalla Fig. 13 (Ic), nella quale però si vedono questi rami permanere ancora in forma di seni. Le Vene cave (Ic), ove si raccoglie tutto il sangue venoso, refluo dal corpo, sboccano nei cuori branchiali e per mezzo di essi nelle rispettive branchie.

Nella porzione posteriore, la vena cava riceve lo sbocco di un' altra interessantissima formazione: la vena genitale. — Essa è impari, posta tra il celoma, porzione ventrale-posteriore, e la parte interna della parete del corpo, attraverso alla quale essa scorre, arrivando fino alla porzione prossimale del seno posteriore, soltanto. Al suo punto di sbocco nella vena cava, la vena genitale forma una specie di bulbo. — Essa, come è facile convincersi dalla descrizione a proposito del seno posteriore e dalla Fig. 13 (Ip), non ha in questo stadio, almeno, così stretti rapporti con la glandola genitale. Questa vena, senza dubbio, non rappresenta altro che un avanzo del seno posteriore compreso tra il celoma e la parete del corpo, il quale persiste sotto forma di vena nell' adulto.

Questa via sanguigna s'individualizza ben presto con pareti proprie, composte, come si vedrà ancor meglio in appresso, di eleganti nuclei, regolarmente allineati e riuniti dai loro prolungamenti. Questi nuclei sono tutt' affatto differenti, per l'aspetto che presen-

tano, dai nuclei del celoma e da quelli della parete del corpo: essi derivano dal mesenchima, che riempie la porzione tra i due contorni sopradescritti.

Nella porzione, ove il seno cefalico si avvicina, ventralmente s'intende, alla fine del complesso del sistema nervoso, all'altezza della porzione anteriore della glandola pedale cioè, si trovano due estroflessioni nel lume del seno. Questo punto segna il principio della vena cefalica e la fine del seno cefalico.

Da una parte e dall'altra, il seno sanguigno è contornato da connettivo fibrillare, con nuclei allungati, con protoplasma poco evidente e con prolungamenti bipolari. Tali prolungamenti formano le pareti entro alle quali scorre il sangue, le quali rappresentano una specie di connettivo lasso, derivante dall'intrecciarsi dei prolungamenti bipolari sopramentovati. Nella Fig. 10, a destra, si può benissimo studiare l'istologia, ove risaltano tre strati che dall'esterno all'interno sono: 1) Uno strato di nuclei addossati strettamente l'uno all'altro; 2) uno strato di connettivo a larghe maglie in cui si vedono i nuclei dispersi senza ordine e 3) uno strato di nuclei posti in fila e congiunti l'un coll'altro per mezzo di fibre protoplasmatiche. Quest'ultimo strato che proviene, come il secondo, dal mesenchima del corpo, si allinea e si ordina nella maniera come si vede nella Fig. 10, per semplice fatto meccanico. Lo strato mediano ha un ufficio importante nella circolazione, poichè esso, per la sua elasticità, permette una maggiore dilatazione della via sanguigna.

La vena cefalica, rappresentata nella porzione inferiore della Fig. 10 e limitata dalle valvole dal seno cefalico nella porzione ventrale, ha l'istessa struttura istologica di questo. La figura è in tal modo evidente che io mi risparmio una descrizione eguale a quella già fatta pocanzi.

La conclusione era da aspettarsi, poichè non esistendo alcuna differenza nella derivazione embriologica della vena cefalica e del seno cefalico, l'istologia non poteva presentare negli stadii giovanili diverse strutture.

È soltanto posteriormente, nello sviluppo, che si accentua, tra i suddetti organi, una differenziazione che è quantitativa e niente affatto qualitativa.

Le valvole come mostra la Fig. 10 sono estroflessioni della parete del seno cefalico, le quali pendono nel lume della vena cefalica. A primo aspetto è facile intuire il loro ufficio fisiologico

per cui il sangue non può ritornare nel seno cefalico, donde proviene, per le contrazioni delle vene e del corpo stesso. I nuclei che formano le valvole rassomigliano a quelli che occupano lo strato mediano che ho sopradescritto, attorno al seno e alla vena cefalica, e vi si rinvencono di più in esse fibre, che provengono dallo stesso strato di connettivo lasso. — Si può, dietro queste osservazioni, con sicurezza concludere che le valvole provengono dallo strato di connettivo circondante il seno, ma l'ontogenia come esse si abbozzino e come esse si sviluppino, cioè, non mi è stato possibile seguire, avendo osservato la subitanea comparsa di tali valvole, che si abbozzano abbastanza tardi nell' ontogenia.

6. Origine delle Vene cave.

La descrizione dell' origine della vena cava, lumeggerà ancora di più le evoluzioni del seno sanguigno, perciò in un certo punto saranno ripreso le osservazioni del precedente capitolo. Cominceremo le nostre osservazioni da uno stadio in cui si sviluppa il celoma, il quale si origina, come vedremo nel prossimo capitolo, al disotto delle due cavità branchiali (abbozzo pari, cioè) e aumenta di volume via via che si va dalla parte posteriore a quella anteriore del corpo dell' embrione. — Le due vescicole celomatiche hanno la tendenza spiccata, consistente nello spingersi verso la linea mediana del corpo, a fondersi in una sola e spaziosa cavità, come si rinviene nell' adulto. — Questo fatto è messo in luce nella maniera più evidente dalle Figg. 3, 4 e 5 *c* le quali sono sezioni trasverse di embrioni a diversi stadii di sviluppo — che mostrano come il celoma, coll' ingrandirsi, tende sempre più ad occupare il posto occupato già in stadii più precoci dal seno posteriore, che viene in tal modo ad essere ridotto e respinto verso la conchiglia.

Seguiamo i sacchi celomatici nel loro spingersi verso la linea mediana del corpo — e osserviamo come, quando in uno stadio in cui i due sacchi celomatici non sono arrivati a combaciare, fa sporgenza tra di essi quella estroflessione mesenchimatosi (Fig. 2 *sp*), di cui abbiamo precedentemente parlato, nel seno posteriore. — Tra i due sacchi celomatici e la suddetta estroflessione s'individualizza una porzione di seno posteriore, la quale, coll' incurvarsi della porzione ventrale del celoma, viene rinchiusa, formando così una cavità a parte, la quale è divisa in due porzioni simmetricamente dalla suddescritta estroflessione mesenchimatosi.

Le Figg. 11, 12 e 13 rappresentano tali stadi di passaggio. — Nella Fig. 11 come si vede, i due sacchi celomatici (*c*) non si sono ancora riuniti nella linea mediana al disotto dell'estroffessione mesenchimatosi, divenuta in parte arteria genitale (*ag*), ma resta colà uno spazio che appartiene al seno venoso e comunica con esso. — Passando alle Figg. 12 e 13 si vedrà a mano a mano che il celoma (*c*) si è spinto fino a riunirsi coll'estroffessione mesenchimatosi (*ag*), rinchiudendo in tal modo uno spazio che appartiene al seno posteriore. — Questi due spazii del seno posteriore che vengono rinchiusi, per la sopravvenuta formazione del celoma, sono le due vene cave dell'adulto — che non hanno pareti proprie, ma le pareti vengono loro formate dagli organi limitrofi.

Dunque, come ho mostrato, le vene cave non sono che formazioni passive a differenza di quello che sostiene il FAUSSEK nel *Loligo*, nel quale, come testualmente egli si esprime, le dette cave si originerebbero in tal modo: „Verfolgt man den Sinus auf den Querschnitten von hinten nach vorn, so sieht man jede Hälfte sich unten in ein langes, parallel der Mittelebene des Embryos nach vorn ziehendes Rohr fortsetzen: diese beiden weiten Rohre hat BOBRETZKY bereits richtig als die Anlage der Hohlvene beschrieben“ (figg. 3, 39, 40 *vc*).

In altri termini, il FAUSSEK pensa che dal seno posteriore escano due estroffessioni che si pongano tra il celoma e la cavità branchiale. Di estroffessioni nella seppia non si può parlare, poichè soltanto una superficiale conoscenza di come si comporta il seno posteriore e di come abbia origine il celoma può dar luogo a simili considerazioni. Il seno occupa primitivamente, attorno attorno all'organo vitellino, tutto lo spazio tra questi e le pareti del corpo; posteriormente nella porzione ventrale dell'organo vitellino si origina il celoma il quale scaccia il seno e ne occupa il posto, rinchiudendo per il suo stesso modo di formazione, due cavità che non sono altro che porzioni del seno primitivo posteriore.

Studiando del resto attentamente le figg. 3, 39, 40 *vc* del FAUSSEK si ricava la convinzione che anche nel *Loligo* l'origine delle vene cave è da ascriversi alla formazione e alla evoluzione del celoma.

In questo periodo di sviluppo vi sone due vie di comunicazione tra la porzione cefalica e la posteriore dell'embrione: l'una è posta tra l'organo vitellino e la glandola della conchiglia ed è la conti-

nuazione del seno posteriore; l'altra è posta ventralmente al celoma ed è servita dalla vene cave.

La nascita delle vene cave, nelle quali si può riunire tutto il sangue proveniente dal corpo e la nascita delle branchie, sono da annoverarsi tra le cause capitali per cui il seno perde ogni suo valore funzionale nell'adulto.

Cerchiamo ora di penetrare il processo istologico per poter meglio comprendere e ribadire il processo morfologico. — Nella Fig. 8 dò un disegno a forte ingrandimento, nel quale sono rappresentate le vene cave (*cc*) in un periodo molto giovane, in cui si vedono originarsi le sue pareti. — Nel mezzo di tale sezione vi è una porzione del sistema arterioso (*ag*), la quale non entrerà nella nostra attuale descrizione.

Come si vede nella suddetta figura, le pareti dorsali delle vene cave sono esclusivamente rappresentate da un epitelio il quale altro non è che l'epitelio del celoma, fatto da una fila di nuclei posti l'uno dietro all'altro in un protoplasma ancora indifferenziato. — Questo stadio appartiene ad un embrione molto giovane in cui la parete del celoma non si è ancora ridotta, come avviene caratteristicamente più tardi, in cui i nuclei si schiacciano e il protoplasma è quasi inesistente. Le pareti ventrali e quella mediana divisoria sono formate dal mesenchima il quale limita primitivamente anche il seno. Il mesenchima, come mostra la detta figura, superiormente, presenta un altro ordinamento, tutt'affatto differente da quello della parete celomatica; mentre in questa l'ordinamento regolare a mo di epitelio ne è la regola; nell'altro, invece, i nuclei si trovano mescolati l'un coll'altro. — In appresso le formazioni celomatiche della vena cava che si vedono in Fig. 8 *cc* si riducono a mano a mano che l'embrione diviene adulto. — In uno stadio avanzato nello sviluppo si vede che la porzione protoplasmatica si è straordinariamente assottigliata; il protoplasma è divenuto come una sottile membrana, nella quale internamente al celoma si trovano nuclei grossi come dimostra la Fig. 7. — I nuclei sembrano, pertanto, non regredire colla porzione protoplasmatica. — Di più, mentre i nuclei nella condizione embrionale erano accollati l'uno all'altro, qui, essi restano, in questo stadio avanzato, cioè, molto lontani l'uno dall'altro. — Questo, credo, sia anche una buona ragione per ascrivere questa regione al celoma, poichè, come si sa, il celoma è un organo istio-geneticamente attivo negli stadii embrionali, soltanto. — A me pare che l'istologia ci sia di grande aiuto nell'interpretazione de fenomeni

che ho descritto e che la precedente descrizione non lascia alcun dubbio sul processo di formazione delle vene cave nella Seppia, che peraltro, come ho sopra detto, sia dalla descrizione, sia dalle figure del FAUSSEK, si ricava la convinzione che le cose devono essere identiche anche nel *Loligo*, in cui però i rapporti vogliono essere più profondamente studiati.

Seguiamo ancora la formazione del sistema venoso oltre le vene cave, andando verso la porzione anteriore dell'embrione.

Ho detto innanzi che le vene cave erano divise da una estroflessione del mesenchima, che è secondo me l'unica causa per cui abbia origine una formazione pari — la quale diventa, verso la porzione cefalica dell'embrione, sempre più esile, riducendosi ad una semplice striscia fra le due cave. A questo livello, col finire della formazione, mesenchimatosa suddetta, appare l'intestino, il quale viene ad occupare cefalicamente il posto occupato prima dalla suddetta formazione.

Tal' è la causa per cui le vene cave permangono ancora una formazione pari. — La Fig. 17 mostra questi rapporti che ho dianzi descritto. Seguiamo ancora i preparati, andando cefalicamente. — In questo momento l'intestino posteriore s'incurva ad U ed è soltanto il braccio più cefalico che si accolla alla parete ventrale del corpo dell'embrione, di modo che le vene cave, che non hanno alcuna causa meccanica più per essere divise, diventano un solo ed unico vaso che è il principio della vena cefalica. La Fig. 15 *vt* è la sezione trasversa, fatta dopo l'avvenuta comunicazione tra le due vene e propriamente il principio della vena cefalica (*vt*). La formazione continua, nel modo sopra descritto, fino allo sbocco dell'ano, ove essa s'immette a sinistra e a destra nel seno che contorna l'organo vitellino, rapporti che sono chiarissimi nella Fig. 16 *Sc*. Ora, il seno perivitellino non mostra l'aspetto di una lacuna, ma è pieno di cellule mesenchimatose, che formano una rete, di aspetto bellissimo, con cellule che emettono prolungamenti protoplasmatici delicati e che sono fittamente poste le une vicino alle altre.

La comunicazione tra la vena cefalica e la lacuna perivitellina dura per breve tratto, poichè ben presto, al livello dei corpi bianchi, si forma il seno cefalico che si continua in tal forma fin nella estrema porzione cefalica.

Però, prima che la vena cefalica sbocchi nel seno cefalico, essa comunica con una piccola lacuna sanguigna che esce dalla porzione mediana dei globuli oculari: essa non è altro che un resto del seno,

che primitivamente circondava il vitello esistente nella porzione cefalica e che ora persiste in forma di via venosa che porta nel grande torrente venoso il sangue depauperato di ritorno dagli occhi e che posteriormente s'individualizzerà nella vena oculare.

Ho cercato di descrivere con la massima cura e nei suoi minimi particolari, la nascita ed il destino del seno posteriore e del seno vitellino, i quali seni mi sembrano siano di un interesse supremo per l'origine delle vie venose.

È chiaro, pertanto, che dal seno perintestinale e vitellino hanno origine i vasi venosi, come risulta manifesto dalle descrizioni, che ne ho date.

È molto interessante osservare la permanenza del seno soltanto in alcuni punti, mentre in tutto il percorso esso è completamente sparito.

Intanto, in uno stadio posteriore le pareti della Vena cefalica si individualizzano più spiccatamente: esse sono provvedute di nuclei allungati, uniti tra di loro dai proprii prolungamenti protoplasmatici, formanti specie di strati concentrici attorno attorno al lume del vaso-, come anelli concentrici, cioè, di diverso diametro, posti l'uno addossato all' altro.

Non mi è stato possibile seguire le trasformazioni di questi strati, per mancanza di materiale, di stadii più adulti.

In ultimo, per concludere questo capitolo, mi domando: Sono le vene cave una formazione propria dei Cefalopodi, oppure esse trovano omologie negli altri gruppi?

Per rispondere a tale questione rivolgo la mia attenzione al modo come avviene la circolazione venosa nei Gasteropodi.

Si sa che in questi animali il sangue venoso arriva alle branchie per mezzo di tre vie:

1. per mezzo di vasi afferenti i quali partono dal seno, ove si raccoglie il sangue venoso;

2. un' altra porzione del sangue venoso corre attorno al rene, ove lascia le sostanze dannose all' organismo e purificato ritorna in lacune o vasi, donde vien trasportato alle branchie;

3. un' altra porzione dopo essersi purificato a contatto del rene, entra direttamente nel cuore nel quale si mescola al sangue arterioso, proveniente dalle branchie, ed è rimesso in circolazione senza ossigenarsi.

Dunque, nei Gasteropodi esiste un seno attorno al rene, nel quale corre e vi circola il sangue senza che però esso s'individualizzi

in vie chiuse. — Io opino, benchè vi manchino lavori embriologici al riguardo, che tal seno corrisponde al seno posteriore dei Cefalopodi, che nelle vicinanze del rene non si è potuto individualizzare in vasi chiusi, per la mancanza, forse, del rene pari e di altre condizioni embrionali che vengono ben presto sopprese nello sviluppo. — Sarebbe, del resto, molto interessante studiare l'origine di tal seno nei Gasteropodi primitivi.

Abbiamo veduto, dunque, che le vene cave dei Cefalopodi altro non sono che porzioni del seno posteriore, che vengono rinchiusa tra il celoma ed il mesenchima del corpo per la sistematizzazione degli organi del corpo.

7. Cavità secondaria del corpo.

È risaputo, oramai, che la cavità secondaria del corpo nei Moluschi è rappresentata del pericardio e dalla cavità delle gonadi. Molti lavori sono comparsi per dare a questa semplice suggestione del LANG il valore di una verità generale, che si riscontra dagli Anfineuri ai Cefalopodi. In realtà, nei Solenogastri, e tipicamente in *Proneomenia*, i rapporti sono del tutto schematici e identici a quelli che si trovano negli Anellidi.

Nei Chitonidi, nuove ricerche mettono in luce che la cosiddetta cavità accessoria, all'infuori della vera cavità secondaria, che si ammetteva anche nei Ripidoglossi e nei Docoglossi, effettivamente non esiste, ed essa appartiene alla cavità primaria. — Nei Gasteropodi e nei Lamellibranchi le cose non si presentano così schematiche come nei Solenogastri, ma ben presto nella filogenia, pericardio e gonade, si sono resi autonomi l'un dall'altro.

Negli Scafopodi, la glandola genitale si trova nella porzione dorsale dello stomaco e si estende nella parte posteriore del corpo. — Essa si mette in comunicazione col rene, il quale le serve di sbocco all'esterno; di più il rene è in comunicazione col pericardio, come io misi in rilievo in un mio lavoro. — Se noi vogliamo farci un'idea, pensando ad uno schema, troviamo le identiche condizioni che nei Gasteropodi primitivi, come per es. nei Ripidoglossi nei quali per la mancanza di condotti genitali esterni, i reni servono da condotti delle gonadi.

Nei Cefalopodi, le cose assumono un aspetto come nei Solenogastri, seguendo ora per necessità l'orientazione morfologica, per cui la glandola genitale verrebbe a porsi dorsalmente e anteriormente al pericardio, col quale essa è in comunicazione; e il pericardio, nella

porzione posteriore. comunicherebbe coi reni. Cosicchè. come si vede dagli schemi aggiunti, non è niente affatto distinguibile, morfologicamente, la posizione degl' organi della cavità secondaria di un Solenogastro da quella di una seppia (Fig. A e B).

Fig. A.

Rhopalomenia acuminata
sec. WIREN dal LANG.

G gonade. *P* pericardio.
RS receptaculum seminis.
R nefridio. *K* cloaca.

Fig. B.

Embrione di Seppia nella
sua posizione morfologica.

G glandola genitale.
P pericardio. *R* rene.

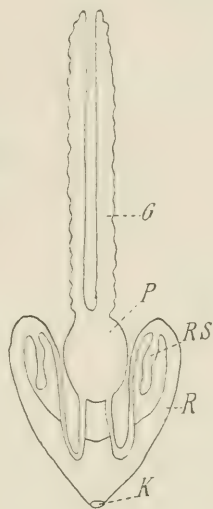


Fig. A.

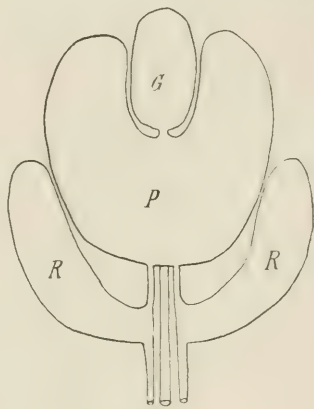


Fig. B.

Bisogna però che qui seguiamo nei rappresentati delle diverse famiglie dei Cefalopodi tale complesso. Nella seppia, il celoma si trova, coll' orientazione fisiologica, ventralmente all' intestino come una cavità molto spaziosa, nella quale sporgono due setti che la dividono in due porzioni. L' anteriore è più piccola e contiene il cuore, le vene branchiali, la glandola pericardica e i cuori branchiali; mentre la porzione posteriore è spaziosissima, racchiude la glandola genitale e vi fa ivi sporgenza lo stomaco, ricoperto dall' epitelio celomatico.

Nel *Nautilus* i rapporti stanno in massima, come ho descritto per la seppia, con la differenza che la divisione delle due cavità è più pronunziata; però la cavità posteriore contiene a sinistra oltre che la prominenza dello stomaco, anche una porzione dell' intestino posteriore. Entrambe queste prominenze vengono ricoperte dall' epitelio del celoma, il quale le rinchiude in esso.

Nel *Nautilus* il celoma si può dividere in due porzioni ben distinte: il gonocoele e l'emocele, le quali sono separate da un setto con tre aperture.

Nel mezzo del setto sta il cuore, il quale vien fermato alle pareti da un ligamento, al disotto del quale si trova la prima apertura, che mette in comunicazione il pericardio col gonocele; inoltre, lateralmente alla suddetta apertura si trovano le due altre.

Come si sa, nel *Nautilus*, non esistono comunicazioni tra i reni ed il celoma, ma questo sbocca all'esterno per mezzo di condotti proprii in numero di 4, chiamati: condotti viscero-pericardiali. Predomina la convinzione che due delle dette aperture all'esterno si siano emancipate dal sacco renale, vicino al quale esse sboccano: quindi solo un paio di nefridii, nel *Nautilus*, comunicherebbe col celoma.

Vedremo colle mie ricerche sulla seppia quale valore abbia questa interpretazione.

Di più, le ultime ricerche del WILLEY sulla cavità secondaria del *Nautilus*, mettono in luce che il celoma non si continua nel sifone, ma questo non è altro che una lacuna sanguigna, appartenente alla cavità primaria del corpo, attraversata dall'arteria del sifone, la quale ultima non attraversa il celoma.

Dopo questi risultati anatomici, lo schema dell'HALLER non risponde più alle vere condizioni dell'animale, per cui ho creduto

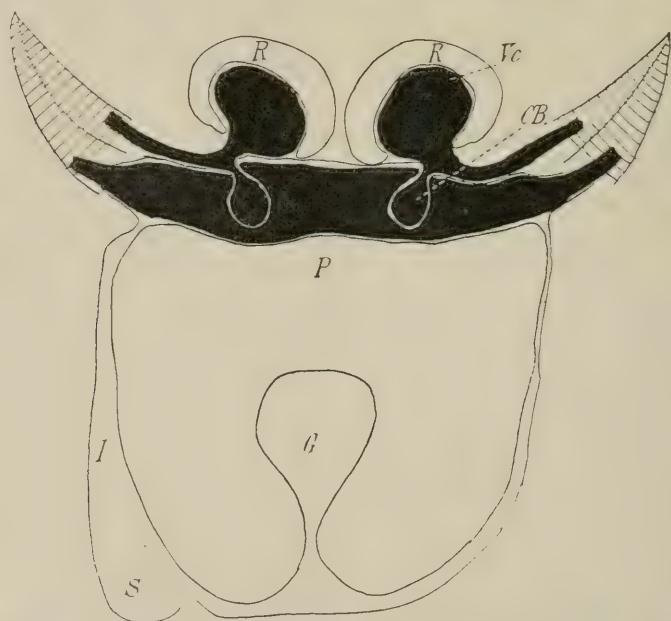


Fig. C. Seppia. G gonade. P pericardi. R rene VC vena cava. CB cuore branchiale. S stomaco. I intestino.

opportuno modificarlo, in maniera tale da dare un' esatta idea dei rapporti anatomici dei diversi organi, come si trovano nella cavità celomatica.

Dando uno sguardo allo schema del *Nautilus* e ad una figura di embrione di Seppia si vedrà quale eguaglianza di organi lega questi due Cefalopodi e quale concordanza nella posizione degli organi (Fig. C e D).

Nal *Nautilus*, come nella seppia, le gonadi sono esterne al celoma, per cui si spiega quella formazione speciale, la cosiddetta capsula ovarica o del testicolo, che si credeva fosse la porzione sterile della glandola genitale, invece non è altro che una porzione del celoma che forma una specie d'insaccamento attorno alla glandola genitale.

Mentre nei due esempi sopraccitati, la cavità secondaria è così spaziosa, negli Ottopodi invece è soltanto ridotta ai cosiddetti canali acquiferi.

In essi esiste soltanto il gonocele molto spazioso, il quale si

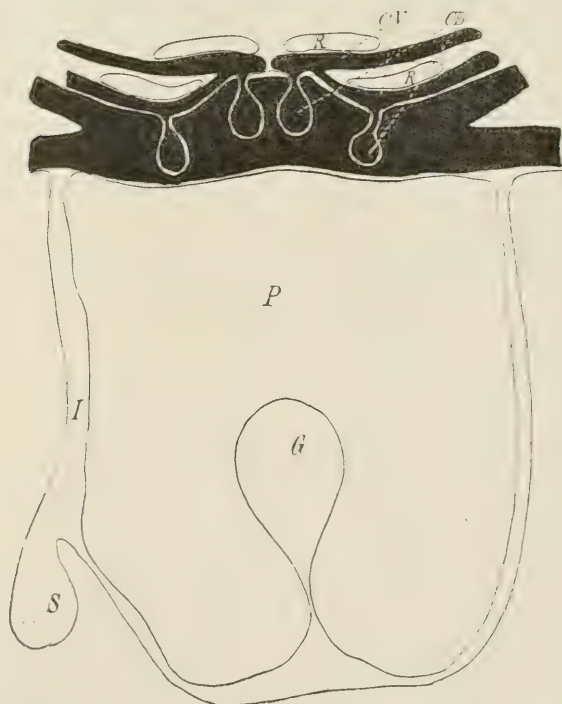


Fig. D. *Nautilus*. *G* gonadi. *P* pericardi. *R* rene. *VC* vene cave. *CB* cuore branchiale. *S* stomaco. *I* intestino.

mette in comunicazione con un paio di condotti genitali coll' esterno e con un paio di canali col resto dell' emocele il quale è ridotto alla glandola pericardica dal lato interno e al nefrostoma dal lato esterno. — Questi rapporti vogliono, veramente essere nuovamente studiati.

Proprie osservazioni.

Seguiamo l'origine del celoma nell'embrione di seppia. — Al disotto della cavità branchiale, a questo livello ancora pari, nasce una striscia epiteliale, che circonda e limita, verso la porzione branchiale, il seno posteriore e in cui i nuclei si presentano ordinati a modo epiteliale col loro maggiore asse, perpendicolare all' asse trasversale dell' animale.

Questa striscia che deriva dal mesoderma del corpo non ha nulla di comune, eccetto i rapporti di vicinanza, coll' epitelio della cavità branchiale. — Qualche sezione dopo la comparsa di tale striscia, nella porzione mediana, al disotto delle due cavità branchiali, ha origine un ispessimento di essa e un conseguente sdoppiamento, di breve lume, il quale è il principio della cavità del celoma. L'embrione è studiato dalla porzione posteriore verso l' anteriore, s'intende. In appresso, le due brevi cavità si allargano successivamente, invadendo la regione occupata precedentemente dal seno posteriore e spingendolo verso la glandola della conchiglia. Oltre a questo movimento, le due cavità ne compiono ancora un altro verso l'asse mediano del corpo, occupato dall' estroflessione mesenchimatoso, di cui ho già precedentemente parlato. Così il celoma ha un' origine pari: sono in altri termini due sacchi celomatici, originantisi al di sopra delle cavità branchiali, che si spingono verso la porzione mediana del corpo dell' animale.

Questo stadio è quello dei sacchi celomatici pari, il quale ben presto darà origine e quello in cui il celoma è un' unica e sola cavità. In fatti, in uno stadio più avanzato, non si trova più traccia dei due sacchi celomatici; la glandola genitale ha preso la sua posizione come nell' adulto, dorsalmente al celoma cioè, e le vene cave sono bell' e formate. Le Figg. 2, 3, 4, 5 *c* sono fatte da sezioni trasverse di diversi stadii e propriamente gli stadi sono più avanzati quanto più alto è il numero d'ordine. — Si passa in queste figure dalla piccola cavità all' origine dei due sacchi celomatici (*c*) fino all' unica cavità (*c*), e alla sistematizzazione della glandola genitale come nell' adulto. E prima conseguenza che possiamo inferirne, si è che il celoma nell' embrione di seppia si

abbozza come una cavità pari, come pare avvenga in tutti i Molluschi, e che soltanto posteriormente diventa un' unica cavità.

Nel *Loligo* la derivazione pari del celoma è identica come nella seppia, però esso si origina come una fessura nel mesoderma lateralmente e intorno all' abbozzo del cuore arterioso e branchiale, come si esprime il BOBRETZKY. — Egli dice „come il cuore arterioso, consiste la cavità secondaria del corpo di due parti laterali che non ancora comunicano tra di loro. In ogni porzione del celoma sta liberamente il cuore branchiale, dall' altra metà s'introflette in essa la metà corrispondente del cuore arterioso“. Le mie osservazioni collimano soltanto in parte con quelle del BOBRETZKY; poichè non posso assolutamente ammettere la derivazione da una fessura del mesoderma, posta tra il cuore branchiale e l'arterioso. Questi organi nascono posteriormente e non hanno nulla a che vedere coll'origine del celoma; di più la striscia mesenchimatosa, che è matrice del celoma, è posta al disotto dell' epitelio della cavità branchiale, per cui sono incline a credere, e chi osserva attentamente le mie figure, se ne renderà di leggieri persuaso, che stante gl' intimi rapporti di vicinanza tra l'abbozzo della glandola genitale e l'abbozzo del celoma, essi non rappresentino primitivamente che un unico e solo abbozzo di cui la porzione mediana diventa la glandola genitale e compie le migrazioni, che studieremo in appresso, e lateralmente esso dia origine ai due sacchi celomatici (Fig. 1, 2, 3 *Gd, C*).

Il celoma in un embrione adulto ha i seguenti rapporti e forma, che brevemente descriverò da un modello che ho costruito.

Nella porzione posteriore del corpo, l'estrema cioè, il celoma si presenta come una spaziosa cavità che confina ventralmente con la cavità branchiale; col seno posteriore e con la conchiglia dorsalmente e lateralmente col mesenchima del corpo. Andando cefalicamente appare la glandola genitale, la quale si addossa alla porzione mediano-dorsale del celoma, costituendo una discreta insaccatura. Intanto il celoma si allarga sempre di pari passo coll' allargarsi del corpo verso la porzione cefalica, fino a che incontra i cuori branchiali e le glandole pericardiche, le quali si sono estroflesse nella loro crescita verso le porzioni laterali del celoma, restando però da questo contornate e contenute.

In questa porzione presenta il celoma le sue maggiori dimensioni, che si mantengono discretamente costanti fino allo sbocco delle vene cave nei cuori branchiali. Da questo sbocco in sopra avviene la sua rapida decrescenza, ove nella sua porzione mediana, ventral-

mente, ha origine il cuore arterioso, il quale ha il suo massimo di dimensioni appena lateralmente il celoma si allarga per la decrescenza dei cuori branchiali.

Finalmente il celoma rinchiude, dopo che il cuore arterioso ha finito il suo percorso, l'intestino posteriore, al principio del quale vi si trovano due mesenterî, che si prolungano nello strato celomatico del cuore.

L'intestino posteriore nella porzione prossimale all' ano si rende libero dal celoma, il quale a questo livello è formato di una sola cavità a ferro di cavallo, ridottosi oramai soltanto alla porzione dorsale. La quale a sua volta dopo breve percorso non esiste più, restando pervio due soli condotti, uno a sinistra l'altro a destra, coi quali il celoma si mette in comunicazione col rene.

Il FAUSSEK descrive che il celoma è formato dalla cosiddetta Cölomblase, intendendo sotto questo nome un unico abbozzo, dal quale deriva il rene dalla parte ventrale e dalla dorsale il celoma, propriamente detto. Vedremo ancora questo fatto, enunciato dal FAUSSEK quale valore abbia, quando parlerò del rene. È facile in embrioni come quelli di seppia, cadere in errori, poichè una piccola rottura o una sezione saltata, possono far credere a rapporti che sono effettivamente inesistenti. — Nelle mie serie, e sono accuratamente fatte, senza la perdita di una sola sezione, non vi è traccia alcuna di questa unica formazione, la Cölomblase; ma è vero peraltro, ed è per questo facile ingannarsi, che il celoma sia nella porzione ventrale, sia lateralmente, tra le vene branchiale e l'abbozzo del seno branchiale, fra le quali formazioni si spinge, ha una tendenza, che diventerà un fatto compiuto, negli stadi più avanzati, come vedremo prossimamente, ad addossarsi all'abbozzo del rene.

Il celoma, dunque, è una formazione a sè e per sè e non ha nulla a che fare embriologicamente colla nascita del rene.

Del resto chi dà uno sguardo alle figg. 39 e 41 del lavoro del FAUSSEK che sono le colonne, sulle quali basa le sue induzioni, e dalle quali trae il suo schema, della figura 3, si accorge ben facilmente che esse non indicano nessun punto, ove il rene ed il celoma comunichino tra di loro. Lo schema dev' essere la sintesi della realtà che non si può proiettare in una sola figura e non deve adattarsi al preconcepito degli Autori: ad un mero e puro subbiettivismo, cioè.

Circa l'origine del pericardio il FAUSSEK istesso ha una teoria che vale la pena discutere. Egli ammette un' origine meccanica

del pericardio, dovuta alla pressione esercitata (p. 121) dal liquido escreto nel sacco renale che embrionalmente comincia ben presto a funzionare. — Il liquido escreto trova un' uscita nel mesoderma ambiente che sarebbe il luogo di minor resistenza; quivi, attorno al liquido, le cellule mesodermiche si trasformano in epitelio piatto e si formano in tal modo le pareti di una nuova cavità che sarebbe il celoma. Se non che il FAUSSEK ha il torto di basare una teoria su di una ipotesi e così può erigere qualunque castello. Di fatto, è comodo tutto questo per la Nephrocöltheorie, ma ripeto una teoria si appoggia sui fatti.

Prima di tutto, dovrebbe il FAUSSEK poter dimostrare che il rene nasce prima del celoma nell' ontogenia e nella filogenia: ciò che egli non ha fatto, ne' può fare, poichè si abbozzano nell' istesso periodo, come egli stesso pensa, colla Cölomblase.

Certo il FAUSSEK non ha pensato nè ai Platodi, nè agli Anellidi, nè ai Molluschi col rene primitivo! E poi una teoria fisiologica non deve cozzare con paradossi, quale sarebbe quello che un tessuto potesse compiere evoluzioni in presenza di una sostanza escretata, come se questa fosse composta di vitello nutritivo! Nè l'anatomia comparata, nè l'embriologia dei Cefalopodi nè la fisiologia parlano in alcun modo in sostegno di tale ipotesi, quando poi il FAUSSEK istesso, per giunta, non ci dà nessun fatto che possa sostenere le sue vedute teoriche.

8. Lo stadio nautiliforme.

Ho precedente mostrato che tra il rene ed il celoma non esiste comunicazione di sorta, però il celoma termina nella porzione anteriore del corpo tra il mesenchima di esso da una parte e dall' altra del corpo, simmetricamente, con un' apertura piccolissima, quasi un foro, che si perde tra il mesoderma (Fig. 24 o). Questa apertura che risalta in tutti i preparati di stadii molto giovani, ha un grande interesse per la morfologia. Questa rappresenta la porzione del celoma, l'antero-laterale, alla quale si unirà il rene, quando i due organi comunicheranno tra di loro. Queste due aperture, senza funzione definita nell'embrione di seppia, credo si possono omologare alle aperture visceropericardiali del *Nautilus*, in cui però per la sopravvenuta comunicazione col rene nella filogenia non si continuano fino a sboccare nella cavità del mantello.

Mi manca un copioso materiale per approfondire tali omologie, il che mi costringe a lasciare questa mia veduta allo stato di ipotesi.

— Se questa veduta si dimostrasse rispondente alla realtà, come io ne sono persuaso, nessun dubbio più resterebbe sulla filogenia dei Cefalopodi, aventi come capo-stipite il *Nautilus*. — Questo sarebbe lo stadio nautiloide nell'ontogenia, il quale verrebbe inoltre caratterizzato dal comportarsi dei reni e da altri caratteri di secondaria importanza.

Questa comunicazione coll' esterno nel *Nautilus* e nell' embrione di seppia credo che rappresenti una formazione omologa al condotto genitale primitivo, il quale sparisce, resta senza funzione cioè, col nascere degli organi genitali, che meglio sono adattati allo scopo. Può essere, secondo l'idea di molti Autori, che il condotto visceropericardiale del *Nautilus* sia un condotto emancipato dal rene col quale primitivamente comunicava? No, poichè il *Nautilus* resta allo stadio in cui troviamo l'embrione di seppia, il suo condotto celomatico non ha mai comunicato col rene, esso rappresenta una condizione primitiva di molto interesse — che si riscontra anche nell'embrione di seppia, come ho mostrato e come mostrerò meglio in appresso.

Per por termine alla descrizione del celoma rivolgo, per ultimo, la mia attenzione alla formazione dell' intestino medio il quale si descrive essere appeso nel celoma. — Che io mi sappia nessuno ha dato finora la spiegazione di tal fatto. Quando, andando cefalicamente, l'abbozzo della glandola genitale è sparito, andando dall' indietro all' avanti cioè, le succede l'abbozzo dell' intestino mediano dorsalmente all' embrione, in una insenatura che presenta il celoma, come si vede dalla Fig. 20 I.

In altri termini, l'abbozzo dell' intestino mediano resta esternamente al celoma, dalla parte dorsale. — S'intende che questa prima descrizione risponde ad uno stadio giovanissimo, come è proiettato nella Fig. 20.

In uno stadio posteriore, in cui il rene ed il celoma comunicano tra di loro, si vedrà quest' ultimo straordinariamente ingrandirsi e incurvarsi verso il seno per le sue porzioni laterali, le quali si spingano nella porzione mediana, restando l'intestino sempre fermo e impedendo perciò che il celoma, che lo riveste dalla porzione ventrale, si spinga verso la porzione dorsale dell' embrione. Perciò, per il restare fermo dell' intestino posteriore e per l'ingrandirsi del celoma, avviene che questo si ripieghi, occupando tutto lo spazio fino alla glandola della conchiglia e appoggiandosi all' intestino esterno. — Questo fatto avviene sia a destra che a sinistra come in Fig. 22 I e per conseguenza resta l'intestino rinchiuso dalle pareti esterne del

celoma. Questo fece credere al VIGELIUS che l'intestino fosse nel celoma, esso non è altro invece che una inclusione nelle sue pareti.

9. Glandola genitale.

Il TEICHMANN, in una recente nota, ha, secondo me, risolto il problema dell' orientazione dell' embrione dei Cefalopodi, servendosi della posizione della glandola genitale.

La bocca e l'ano sono alle due estremità del corpo e tra essi, dorsalmente, si trova l'abbozzo della glandola genitale. — In questo modo l'embrione di un cefalopodo ha l'istessa orientazione dell' embrione di qualunque altro mollusco. — L'Autore considera lo strato meso-entodermale del KORSCHOLT omologo all' entoderma e la glandola genitale viene da lui considerata come il mesoderma.

Ho riferito sul lavoro del TEICHMANN prima, poichè è il più chiaro di tutti gli altri, e concorda col FAUSSEK il quale, in verità, espresse le sue opinioni in forma molto dubitativa.

Nell' embrione di seppia, l'abbozzo degli organi genitali si trova nella identica posizione che nel *Loligo*, e cioè tra i due abbozzi della cavità branchiale, come un accumulo di cellule che si contraddistinguono a prima vista per la grandezza, in rapporto alle altre del mesenchima, e per la chiarezza dei nuclei, i quali caratteri danno a tale abbozzo un risalto sul tessuto circostante. La Fig. 1 *Gd* risponde ad un tale stadio in cui non esiste differenziazione di organi e in cui l'abbozzo genitale si presenta rinchiuso in una specie di capsula. Nella differenziazione organica, l'abbozzo della glandola genitale è il primo organo a comparire. Andando verso la porzione anteriore del corpo, la cavità branchiale pari tende a diventare un' unica e sola cavità, così che l'abbozzo della glandola genitale viene rigettato dal movimento di tale fusione verso la porzione dorsale dell' organismo. Ora, bisogna tenere a mente ciò che ho detto sopra sul celoma, che è formato da due vescicole, le quali per un certo tempo dell' embriogenia restano divise l'una dall' altra. Bisogna ancora premettere che la glandola genitale è appoggiata a quell' estroflessione del mesenchima di cui ho sopra parlato.

Adesso succede uno dei fenomeni più interessanti nell' embriologia dei Cefalopodi.

I due abbozzi della cavità branchiale tendono ad unirsi e quindi a spingere l'estroflessione mesenchimatoso colla glandola genitale verso la porzione dorsale del corpo; intanto le due vescicole celomatiche tendono a fondersi e questo avviene nella porzione ventrale

e propriamente in quella prossimale alla cavità branchiale, al principio dell'abbozzo della glandola genitale, cioè. — Intanto i due sacchi celomatici si fondono, ha origine la cavità celomatica definitiva, così, la quale ha spinto la glandola genitale verso la porzione dorsale dell'embrione. Le Figg. 2, 3, 4, 5 rappresentano stadii di passaggio di embrioni in diversi stadii e tagliati trasversalmente. Come è facile vedere dalle figure, ed io ho risparmiato gli schemi, poichè esse sono chiarissime, l'emigrazione della glandola è dovuta propria alla combinazione della evoluzione degli abozzi pari della cavità branchiale in una sola cavità e a quella delle vescicole celomatiche, che si fondono nel celoma impari; in tal modo la gonade si verrà a trovare nella porzione dorsale posteriore dell'embrione: porzione che resterà anche nell'adulto.

Cosicchè al principio dello sviluppo, la glandola genitale si trova nella porzione posteriore del corpo. Durante lo sviluppo, però, avviene che l'animale non si stende in maniera rettilinea sul vitello, invece esso cresce in linea verticale, dando l'idea che la bocca e l'ano siano fissi sul vitello e che non v'ha altra direzione in cui il corpo si possa estendere.

In questo periodo, appunto, avviene la migrazione della glandola genitale verso la porzione dorsale del celoma nel quale essa sbocca. E cotesto un fenomeno pel quale la glandola genitale ritorna a prendere rapporti col celoma, dal quale presto si è diviso; oppure è, come si esprime il FAUSSEK, soltanto la migliore posizione per lo sbocco nella cavità del celoma e quindi all'esterno?

La seconda ipotesi mi pare poco rispondente ai fatti, poichè la glandola genitale potrebbe trovare nell'epitelio della cavità branchiale una facile uscita verso l'esterno con minor spreco di energie, ciò che l'organismo fa sempre.

Io inclino a credere ben fondata la prima ipotesi, secondo la quale il celoma non sarebbe altro che porzione della glandola genitale (Mesoderma), che secondariamente se ne separa e poi di bel nuovo vi si riunisce, altrimenti non ci potremmo spiegare le migrazioni della glandola genitale.

10. Cuore branchiale.

Come si sa, nei Cefalopodi il sangue venoso, raccolto nelle vene cave, va a sboccare nei cosodetti cuori branchiali, che si trovano situati alla base delle branchie, a forma di pera, e forniti di un ca-

nale afferente e di un altro efferente. Di sostanza molto spessa e di colore brunastro, di solidità mediocre, il loro tessuto, come si esprime il CUVIER, è cellulare. L'orifizio, per cui il cuore branchiale riceve il sangue venoso, è fornito di due valvole, alle quali il CUVIER dette il nome di valvole mitrali.

All' origine dell' arteria branchiale si trovano, nella seppia soltanto, delle piccole valvole appuntite; mentre nel polpo non esistono tali formazioni.

Il cuore branchiale e l'appendice di esso, per la quale io userei il nome di glandola pericardica, omologa a quella dell' istesso nome negli altri Molluschi, sono posti, nei Decapodi, nel pericardio, mentre negli Ottopodi, soltanto la glandola pericardica è porzione di quest' ultimo ed è posta in esso, non restandovi così più rapporti tra i due organi (Fig. C).¹⁾

L'aspetto del cuore branchiale è spugnoso, la sua cavità è a forma di tubo leggermente arcuato a concavità superiore, ove vi giunge la vena afferente e vi parte l'efferente che arriva alle branchie. L'aspetto spugnoso deriva all' organo dal ramificarsi della cavità tubiforme a forma di canali nella porzione cellulare dell' organo.

Dato uno schizzo della topografia dell' organo, cerchiamo di darne la sua struttura microscopica nell' adulto, alla luce delle più recenti ricerche.

Il MARCEAU che è l'ultimo ad occuparsi dell' argomento, descrive la cavità del cuore branchiale come la continuazione del vaso afferente, che si prolunga nell' efferente, tappezzata da un endotelio poco modificato, costituito di cellule appiattite a nuclei ovalari un poco più voluminosi che quello dei vasi. I canali secondarii, presentano cellule più alte, a nucleo arrotondato, con una cuticola molto netta, che ha affinità con l'eosina. Queste cellule rinchiudono delle granulazioni arrotondate ciò che le approssima alle cellule proprie del

1) Si è descritto che il *Nautilus* manca di cuori branchiali ed in loro vece siano grandemente sviluppate le glandole pericardiche. Oltre che non vi è nessuna prova embriologica per dimostrare tal fatto e che non so per quale ragione detti organi vi debbano mancare, trovo che la fig. 9, tav. 11 dell' HALLER sia a dimostrare che la costituzione istologica è tale e quale quella della Fig. 36 che io ho proiettato per l'embrione di Seppia. Credo invece che gli Autori non abbiano visto la glandola pericardica. Ond' è che i rapporti del celoma, cuore arterioso e cuori branchiali credo averli proiettati più esattamente nello schema IV.

cuore. Nei canali di terzo ordine vi hanno cellule con granulazioni eosinofile ciò che le rende molto simili a quelle del cuore istesso. Il tessuto del cuore consiste di fasci di fibre muscolari striate, anastomizzate tra di loro, nelle cui maglie sono poste le cellule dell'organo.

Egli distingue due specie di cellule, riunite però da tutti gli stadii di passaggio, ciò che fa pensare che in realtà è una sola specie esistente, che si modifica a secondo della regione dell'organo, che occupa. Le più piccole sono rotonde o ovoidi con nucleo voluminoso, ricchissimo in cromatina e contornato da uno strato protoplasmatico finemente granuloso; le più grosse, invece, hanno nucleo identico a quello delle prime, ma il protoplasma è molto più abbondante, vi si osservano di più dei vacuoli chiari e delle inclusioni di varia natura. — Queste inclusioni che spesso coesistono in una sola cellula e spesso no, sono delle granulazioni sferiche le quali si colorano o in nero fosco colla lacca ferrica o in rosso vivo coll' eosina.

Esistono inoltre in molte cellule dei corpi rotondicci, molto voluminosi, a contorno poco netto, presentanti una colorazione molto diffusa, nera più o meno intensa, che l'Autore definisce per il *Nebenkern*.

Esternamente dette cellule posseggono una membrana d'involuppo molto netta. — Il MARCEAU classifica le inclusioni protoplasmatiche nella seguente maniera:

1. Granulazioni sferiche spesso molto voluminose, di un pigmento violaceo che danno la colorazione all'organo e nell'interno delle quali esistono alle volte dei piccoli cristalli cuboidi, disposti con regolarità attorno al centro. — Questo pigmento è dicroico, sembra giallo per trasparenza e non fissa nè l'ematossilina ferrica nè l'eosina;

2. Granulazioni figurate più piccole delle precedenti, fissanti energicamente la lacca ferrica e simulanti piccoli nuclei;

3. Granulazioni arrotondate eosinofili e finemente granulose;

4. Granulazioni analoghe alle precedenti, un poco più voluminose di queste, e contenenti sia delle granulazioni ematossinofile, sia dei granuli di pigmento, ovvero tutt' e due queste formazioni.

L'Autore ritiene probabile che i granuli eosinofili siano dei veri plasti che elaborano nel loro seno, alla maniera dei leuciti delle cellule vegetali, dei granuli di pigmento e delle granulazioni ematossinofile. Questo processo che, secondo il MARCEAU, è sconosciuto nelle cellule animali, gli ricorda i granuli di ALTMANN. — In ri-

guardo alla funzione e alla derivazione di tali formazioni, egli dice testualmente: „Il serait très intéressant de rechercher quel est la rôle des granulations pigmentaires si développées dans les coeurs branchiaux de l'Elédone et de la Poulpe. — Sont-elles élaborées en vue d'une fonction spéciale à remplir, ou bien sont-elles seulement des produits de décomposition du pigment de la peau ou du sang?“

L'ufficio che si è assegnato al cuore branchiale è stato principalmente escretorio. — Da quando il KOWALEVSKY praticò negli Invertebrati quello che l'HEIDENHAIN aveva con successo praticato nei Vertebrati, sono comparsi una serie di lavori, i quali su per giù si svogono sullo stesso motivo. Il KOWALEVSKY, iniettando indocarminio e carminato d'ammonio nella cavità del corpo dei Cefalopodi, trovò che il rene si colorava in bleu, mentre il cuore branchiale si colorava in rosso e la glandola peribranchiale non si colorava niente affatto e conchindeva: „Die Versuche an den *Sepia* und *Sepiola* beweisen, daß bei denselben die physiologische Rolle der Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten von dem drüsigen Gewebe des Kiemenherzens selbst, aber nicht von deren Anhängen ausgeführt wird.“

In due lavori posteriori a quello del KOWALEVSKY, il CUÉNOT, mutatis mutandis, ripete ciò che il primo aveva asserito, aggiungendo di suo, punti di vista morfologici che egli ha avuto la cura di rivedere in un lavoro posteriore. — L'unica cosa nuova che trova nei Cefalopodi, si è che anche la glandola pericardica assorbe il carminato d'ammonio; di più esplica la funzione escretoria nel cuore branchiale, nella maniera che brevemente riferirò.

Come si sa non esiste una comunicazione del cuore branchiale con l'esterno, quindi la prima obbiezione che si elevava contro la presunzione del KOWALEVSKY era appunto: come avviene che il cuore branchiale scarica i suoi prodotti all' esterno?

Il CUÉNOT risolve in parte questa obiezione, accollando agli amebociti la proprietà di fagocitare nelle cellule del cuore branchiale i prodotti di escrezione. Egli ci dà una figura nella quale mostra tale processo ed io non discuterò su questo fatto che pare esista in realtà — come molte osservazioni fanno credere.

Il processo che il nostro Autore descrive è in poche parole il seguente: il bolo escretivo arriva alla superficie della cellula, ove accorrono i fagociti che lo inglobano e lo portano nella corrente sanguigna; oppure questi stessi fagociti cadono nell' ambiente attraverso le branchie.

Come si vede non si tratta di un processo di digestione da parte dei fagociti, ma di veri e propri necrofori. Se non che il CUÉNOT dice poco appresso: „Il ne faut pas exagérer la valeur quantitative de la diapédèse; il n'y a en somme qu'une minime partie des concrétions péricardiques(!?) qui puisse s'en aller au dehors par cette voie..." sostenendo che il resto dei prodotti escretivi si accumuli nel tessuto congiuntivo, però quest'ultimo processo egli suppone avvenga come nei Lamellibranchi.

Di più il CUÉNOT sostiene che le cellule congiuntive a funzione escretoria, come si trovano negli altri Molluschi, sparsi nel corpo, nei Cefalopodi, invece, „les cellules closes à carminate se concentrent exclusivement dans la paroi du coeur branchial et dans celles de l'appendice du coeur“.

Io non voglio entrare negli oscuri problemi della fisiologia dell'escrezione, poichè, in primo luogo, non esiste finora un lavoro che razionalmente, e non farmacologicamente, come si è fatto finora, abbia trattato dell'escrezione negli animali inferiori. Le iniezioni fisiologiche rappresentano una parte interessante nelle ricerche di questo genere, ma esse non sono assolutamente tali da dare risultati infallibili. Così se non si fosse corso troppo, il KOWALEVSKY non avrebbe finito il suo lavoro con le parole seguenti: „Somit haben wir bei den Mollusken die Organe, welche die Rolle der MALPIGHISCHEN Körperchen und der Tubuli contorti der Wirbelthiernieren erfüllen.“ E' possibile stabilire di tali analogie? Chi vorrà sostenere che il cuore branchiale nei Cefalopodi adempia alle funzioni dei corpuscoli di MALPIGHI?

Vedremo se le mie osservazioni ci permettono concludere diversamente.

Embriologicamente, abbiamo in prima linea, le osservazioni del KOELLIKER il quale sostiene che i tre cuori (comprendendo sotto tal nome i cuori branchiali e il cuore arterioso) nascano nell'istesso periodo embriologico. Ce ne descrive la forma esterna, come corpi rotondi o rotondeggianti, completamente chiusi e cavi, contenenti un liquido chiaro e chiare cellule sanguigne. — I cuori branchiali si vedono anche negli stadi giovani, contrarsi.

Il FAUSSEK non si occupa di descriverci l'origine del cuore branchiale, ma in compenso ci dà una buona descrizione istologica, la quale in massima collima con la mia. Egli ammette nelle trasformazioni dell'epitelio del cuore branchiale una floridezza ed una senescenza nelle cellule che lo compongono.

Proprie osservazioni.

L'abbozzo del cuore branchiale appare ben presto nell' ontogenia, come un ammasso di cellule mesenchimatose, derivanti dal mesenchima del corpo, limitato dalla parete della cavità branchiale ventralmente, e dorsalmente dalla parete del celoma.

Col crescere dell' organismo esso si allarga, facendo pressione sulla parete ventrale del celoma, e si allunga, dirigendosi verso l'abbozzo delle vene cave. Nella Fig. 39 *Sb* ho disegnato uno stadio, ove si vedono i rapporti di tali abbozzi cogli organi circostanti, in cui, però, l'ammasso di cellule mesenchimatose si è già scavato nella sua porzione mediana e presenta sempre un precipitato granuloso caratteristico, che rivela la presenza del sangue. In questo stadio, si osserva quella specie di appendici, sporgente nella cavità branchiale, la quale è l'abbozzo delle future branchie.

La forma che il cuore branchiale prende è di un seno a forma ellittica un po' gonfiata, il quale, nella porzione di comunicazione con le vene cave, non mostra un vero e proprio canale individualizzato, ma soltanto un'apertura che immette nelle vene suddette. Nella Fig. 44 sono evidenti tali rapporti. Vi si osserva che i due organi *ve* e *Sb* sono divisi da un semplice strangolamento. — Di più nella stessa figura ho sovrapposto la sezione susseguente per mostrare i rapporti del seno branchiale col cuore arterioso e per poter avere, quindi, uno sguardo complessivo dei rapporti di tali organi.

Appena, come si vede, il percorso del seno branchiale finisce, appare la vena branchiale, la quale si getta esternamente nel seno branchiale e internamente sbocca nel cuore.

In questo stadio si rileva agevolmente, come embrionalmente, le vene branchiali sbocchino nel seno branchiale sopradescritto. Il seno è disegnato nella Fig. 52 *Sb* a' maggiore ingrandimento per mostrarne la sua istologia. Vi si osserva che tutta la formazione dalla porzione, ove nasceranno le branchie, fino a quella del suo sbocco nelle vene cave, è composto di nuclei, posti l'uno accanto all' altro, formanti uno strato discretamente spesso, nel quale il protoplasma omogeneo forma lo stroma, senza differenziazione alcuna in singole cellule in tutta la sua estensione. Proseguiamo l'evolversi di questa formazione.

Ancora in uno stadio rappresentato dalla Fig. 43, le future vie venose e arteriose sboccano in un seno comune, che altro non è che la porzione distale del seno sopradescritto.

In questo momento, dunque, non troviamo alcuna differenziazione nella circolazione: vie venose e arteriose si confondono in uno sbocco comune; e il sangue, che perviene al cuore, è misto. In uno stadio susseguente le cose variano straordinariamente. Quivi si osserva che la porzione mediale dell' abbozzo dello stadio precedente si è estroflesso, facendo pressione sul celoma, e s'ingrandisce straordinariamente in tutte le direzioni. — Però l'estroflessione non ha ancora assunto i suoi rapporti definitivi, poichè s'incontra una larga comunicazione tra essa e la vena cava, internamente, e tra essa e il seno branchiale, esternamente. In questo periodo il seno branchiale viene rappresentato, soltanto, dalla porzione dell' abbozzo primitivo prossimale alle branchie. In altri termini, fino a questo momento l'abbozzo primitivo del seno branchiale persiste come tale nella porzione prossimale alle branchie; mentre nella distale sarà soggetta ad evoluzioni, che seguiremo or ora.

Intanto, il mesenchima, che formava le pareti dell' abbozzo in questione, nella sua porzione distale, si è differenziato e i nuclei hanno assunto il loro protoplasma: ora ci troviamo in presenza di un tessuto prettamente cellulare che ha l'istesso aspetto del tessuto proprio del cuore branchiale, come si trova nell' adulto.

In qual maniera questo tessuto compia le sue trasformazioni non mi è stato possibile seguire, poichè ho avuto a mia disposizione scarso materiale di stadii molto giovani.

I sopradescritti rapporti risulteranno chiari dall' esame delle Figg. 45 e 47CB.

La Fig. 45 rappresenta una sezione trasversa condotta al livello, ove il cuore branchiale si mette in comunicazione con la vena cava. È in questo stadio, in cui il tessuto del cuore branchiale si è differenziato, e in cui l'organo pel suo straordinario accrescimento si sprofonda nel celoma, nel quale trova il locus minoris resistentiae. Per questo movimento di sprofondamento, il celoma viene meccanicamente a contornare il cuore da tutti i lati, formandosi così una specie di collo al suo sbocco. — E questo è lo stesso di ciò che si formerebbe, se in una cavità elastica facciamo cadere un liquido.

Io mi rappresento il processo della formazione così vistosa del cuore branchiale nell' istessa maniera, poichè i tessuti elastici embrionali si distendono e s'ingrandiscono a mano a mano che il sangue si forma ed aumenta; e quindi quest' organo, diviene un serbatoio, ove si raccoglie il sangue refluo da tutte le parti del

corpo. che vi sosta. perchè nelle branchie non può essere immesso, stante la loro crescita molto lenta.

Nella Fig. 47 si vede la comunicazione tra vena cava, cuore e seno branchiale non ancora differenziate in singole regioni.

Dalla figura si comprende di leggieri che è soltanto una porzione dell' abbozzo primitivo del seno branchiale che dà origine al cuore branchiale.

Gli organi tutti cominciano adesso a sistematizzarsi come nell' adulto; il rene si differenzia, pigliando le sua posizione e grandezza definitiva, e si accolla alle pareti delle vene cave; l'abbozzo delle branchie si fa più evidente; il cuore branchiale cresce smisuratamente, occupando quasi interamente il celoma, come si vede nella Fig. 48 (*CB*); e nello stesso tempo il collo, di cui ho sopra parlato, si fa più stretto, assumendo, così, l'organo una forma di pera.

Abbiamo in questo momento differenziate tre porzioni dal primitivo abbozzo: 1) vaso afferente appena abbozzato che porta il sangue dalla vena cava nel cuore branchiale (porzione distale); 2) cuore branchiale nella porzione mediale e 3) seno branchiale che più tardi vedremo evolversi in vaso efferente, ventralmente, che porta alle branchie il sangue venoso, e dorsalmente in vaso afferente che porta il sangue di ritorno dalle branchie nelle vene branchiali.

In uno stadio posteriore avviene un fatto nuovo, il quale c'indicherà la via che il seno branchiale seguirà nelle susseguenti differenziazioni.

Nella Fig. 40 ho disegnato uno dei primi momenti di questa differenziazione, in cui per due fenomeni concomitanti: per lo sviluppo delle branchie, cioè, e per le proliferazioni di un setto che si prolunga dal limite, ove il tessuto dell' atrio va in quello del cuore branchiale, fino alla porzione esterna delle branchie, il seno branchiale viene ad essere diviso in due porzioni; l'una che comunica col cuore branchiale e diventa la parte posteriore della futura branchia, adebita a ricevere il sangue refluo dal corpo; l'altra che porta il sangue divenuto arterioso nel cuore propriamente detto.

Avremo così, con questo assestamento, la condizione dell' adulto.

La Fig. 40 e la sua descrizione sarà chiara, allorchè si penserà alla posizione del cuore arterioso e branchiale nell' adulto.

Riassumendo, possiamo in breve dire che il cuore branchiale nasce come un abbozzo mesenchimatoso, che si trova intercalato sulla via tra le branchie e le vene cave, ragione questa essenziale, che

bisogna tenere a mente, per cui l'organo si evolve nella maniera surriferita, e che per l'insufficienza della circolazione embrionale assume la funzione di un serbatoio nel momento in cui le branchie non sono ancora ben sviluppate. Con questa tendenza i tessuti embrionali si trovano in presenza di una funzione nuova, per cui riscontriamo, come conseguenza, un tipico esempio di cambiamento di struttura.

Questa ipotesi, del resto, è avvalorata dalle due differenti evoluzioni che prendono i tessuti del cuore branchiale e quelli dei corpi bianchi, che pur hanno embrionalmente l'istessa struttura.

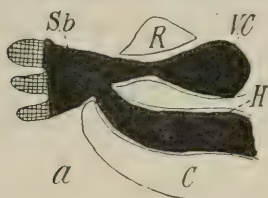


Fig. E.

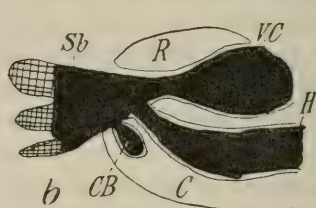


Fig. F.

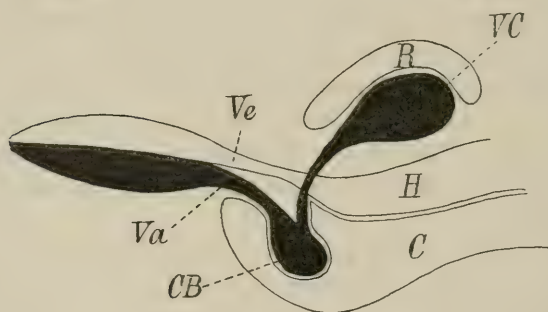


Fig. G.

R rene. *C* celoma. *H* cuore arterioso. *Sb* seno branchiale. *CB* cuore branchiale. *VC* vena cava. *Va* vaso afferente. *Ve* vaso efferente.

Negli ulteriori stadii il cuore branchiale si allarga straordinariamente a forma d'insaccatura, dando origine ad un organo voluminoso, di cui la grandezza è condizionata dalla quantità di sangue che vi ristagna. Si viene così a stabilire l'equilibrio nell'organismo ove il flusso ed il riflusso viene regolato con l'aiuto dell'organo nuovo che si forma. Gli schemi E, F, G riassumono il processo che ho dianzi descritto e che mi sembra siano l'illustrazione di quanto ho dianzi detto.

Negli stadi molto giovani non esistono valvole tra la vena cava e l'abbozzo del cuore. Esse s'individualizzano molto tardi nell' ontogenesi; e propriamente non appena il cuore branchiale e gli altri organi hanno preso il loro sviluppo come nell' adulto. Esse sono in numero di due — rivolte verso il lume del cuore branchiale, di modo che il sangue, che viene dalla vena cava, passa, aprendosi il passaggio tra di esse, ma una volta uscito, per le contrazioni del cuore branchiale, non può ritornare nella vena cava di bel nuovo, poichè il passaggio ne è chiuso dal loro collabire. — Esse provengono, come mostra la Fig. 54 *c*, dai tessuti della vena cava e nell' istesso tempo rappresentano un limite tra questa e il cuore branchiale. — Però, qua e là si vedono continuamente uscire alcune fibre muscolari dalla porzione del cuore e intromettersi nella valvola, segno cotesto che anche i tessuti dell' altro organo vi pigliano parte. Ma questo fatto si osserva a preferenza negli adulti. Negli embrioni, in cui la muscolatura non si è ancora differenziata, l'epitelio della vena cava, invece, si estroflette come nella Fig. 54 (*e*) nel lume tra i due organi, senza che l'epitelio del cuore branchiale vi pigli parte. — Di più, è facile osservare l'estrema somiglianza tra i tessuti della vena cava e di tale estroflessione, e la netta divisione dall' epitelio del cuore branchiale, e il proseguirsi dell' epitelio della vena cava nell' abbozzo della valvola.

Istologicamente il cuore branchiale è molto interessante dal punto di vista delle trasformazioni che il tessuto embrionale vi subisce. Nel primo stadio ho descritto brevemente i nuclei mesenchimatosi, che ivi s'incontrano, i quali sono accumulati alle sue pareti e posti in un protoplasma omogeneo. È difficile in questo stadio osservare formazioni prettamente cellulari. — In appresso, appena avvengono le modificazioni, di cui ho precedentemente parlato, ove, cioè, una parte del seno branchiale comune comincia ad ingrandirsi e da esso a differenziarsi il cuore branchiale, il mesenchima acquista un nuovo aspetto. L'accumulo cellulare di prima non esiste più; i nuclei si sono provvisti di protoplasma e si appoggiano, ora, all' epitelio del celoma. Un fatto notevole si è che pare non vi sia nel passaggio tra questi due stadii niente affatto una moltiplicazione cellulare, poichè distendendosi, ingrandendosi l'organo, cioè, invece dell' accumulo di nuclei, troviamo un epitelio quasi unistratificato. — Di fatti, non ho mai trovato negli embrioni molto giovani tracce di divisioni cellulari, come negli altri stadii. Studiamo ancora le vicissitudini di questo epitelio del cuore branchiale e diamo uno

sguardo alla Fig. 34 (1, 2, 3), che è fatta con l'istesso ingrandimento per farne risaltare i rapporti. — Nella Fig. 34 (1) sono disegnate cellule dell'abbozzo del cuore branchiale in uno stadio molto giovane, quando il protoplasma, cioè, comincia ad individualizzarsi attorno al nucleo, nel quale si osserva la cromatina accumulata in granuli e in corpi di differente grandezza, dei quali mi è difficile precisarne la natura.

Nella Fig. 34 (2) avvengono i due fenomeni più importanti: crescita del nucleo e del protoplasma. Di più la parte protoplasmatica si presenta con aspetti differenti nella prossimale al nucleo e nella distale. Questa è fatta di plasma omogeneo e non differisce niente affatto da quella che si trovava attorno al nucleo nello stadio precedente; invece, la porzione prossimale prende un aspetto granuloso con le reazioni alla lacca ferrica e con le altre reazioni anche, come se essa fosse dovuta alla straordinaria attività del nucleo, che di fatto in questo stadio è attivissimo, poichè vi si rinvenivano frequenti divisioni nucleari. Il nucleo è anche straordinariamente ingrandito rispetto a quello del precedente stadio, com'è facile convincersi, comparando gli stadi 1 e 2 della Fig. 34. — Infatti, la cromatina si è individualizzata in zolle ora ed è dappertutto esistente nelle maglie del nucleo: avvengono in questo momento le divisioni mitotiche e soltanto in questo stadio le ho osservate. — Ne ho fatto dei disegni, e ne spendo qualche parola, poichè nessun Autore finora le aveva proiettate. Nella Fig. 46 (1, 2, 3, 4) ho dato diversi stadi della divisione nucleare, come mi è stato possibile rilevarli da preparati, fatti molte volte non a scopo istologico. Non ho potuto in una serie allineare tutti gli stadi di passaggio, poichè molti di essi, ad onta che abbia rivolto la mia attenzione sull'argomento, non mi è riuscito di rintracciarli. Il curioso si è che ho trovato come si vede in Fig. 46 (4) una cellula che pare si divida direttamente, ma io credo fermamente che essa non appartenga al tessuto del cuore branchiale, ma è un globulo sanguigno che si trova aderente molto intimamente al tessuto stesso. Questo stadio di accrescimento, al quale segue immediatamente uno stadio di divisione nucleare, è quello di maggiore floridezza del tessuto, poichè dopo avvenuta la divisione, le cellule si sistematizzano definitivamente, come nell'adulto. Nel protoplasma, ora, non si distinguono più le due porzioni che ho prima descritto, quantunque si trovino sparsi in esso granuli di cromatina in buona quantità. — Questo stadio, Fig. 34 (3), corrisponde presso a poco a quello che si trova nell'embrione avanzato nello sviluppo e, credo, nell'animale in condizioni adulte,

come mi è dato convincere dalla descrizione del MARCEAU, confrontata coi miei preparati.

Il FAUSSEK descrive il protoplasma delle cellule del cuore branchiale nell'embrione, come vacuolizzato. Qualche volta sono esistenti uno o più vacuoli, in qualche caso tanti piccoli vacuoli, di maniera che il plasma sembra schiumoso: in tali vacuoli egli ha osservato inclusioni che assorbono l'orange. Io non ho mai rintracciato tati formazioni nei miei preparati: si può scambiare, è vero, l'alone di protoplasma nello stadio 2 della Fig. 34 per una struttura schiumosa del protoplasma, ma questo non rappresenta che uno stadio di passaggio, uno stadio di preparazione alla divisione mitotica, come ho dimostrato precedentemente, e non è che una formazione transitoria, poichè posteriormente esso non si rintraccia più.

Dopo queste modificazioni che ho sopra descritte, il tessuto del cuore branchiale si sistematizza definitivamente. — Nelle Fig. 36 si vede l'aspetto che esso prende nella porzione inferiore dell'organo. — Esaminando come è composto il cuore, andando dall'esterno allo interno, si trova lo strato dell'epitelio celomatico, poi uno strato di muscoli striati, poi il tessuto cellulare all'ultimo strato aderente. Lo strato muscolare deriva senza dubbio dall'epitelio del celoma, cosicchè, effittivamente, qui avremmo a che fare, anche per la derivazione dei suoi tessuti, con un vero e proprio cuore, molto simile per la funzione e per la morfologia al cuore arterioso, a cui bisogna aggiungere uno strato endoteliale di origine mesenchimatosa, come abbiamo sufficientemente dimostrato nelle precedenti pagine. Un altro fatto importante debbo notare. Qui la muscolatura, che si origina dal celoma, appena appare è striata, mentre la muscolatura del cuore arterioso, come si vedrà, è liscia e soltanto posteriormente si modifica. — Questo organo è un vero e proprio cuore, dunque, ma venoso e senza alcun legame con quello arterioso, e differisce, da questo, perchè possiede un endotelio di origine mesenchimatosa, il quale si addossa alla muscolatura derivante dal celoma.

Le cellule endoteliali, di cui abbiamo seguito le evoluzioni, presentano nell'embrione adulto un nucleo sempre eccentrico ed il protoplasma sempre voluminoso, con una decisa membrana esterna. — Attorno al nucleo, e sparsi nel protoplasma, s'incontrano accumuli granulari, i quali, qualche volta, si trovano esclusivamente accollati al nucleo ed il resto del protoplasma ne è sfornito. — Questo fatto ha dato origine all'idea del MARCEAU che esso sia un Nebenkern,

di cui l'origine è legata allo sviluppo delle granulazioni ematossino-file. — Egli dice testualmente: „Cette hypothèse [esistenza del Nebenkern] est corroborée par le fait que ces formations coexistent toujours dans une cellule avec des granulations hématoxylinophiles. Je rappelle que les recherches de SOLGER, de KOWALEWSKY, de CUÉNOT ont montré que les cellules propres des coeurs branchiaux doivent avoir probablement un rôle excréteur, car elles éliminent le carminate d'ammoniaque injété dans le sang.“ Mi è difficile comprendere che cosa abbia a che fare il Nebenkern con l'escrezione, quando, pare assodato, che esso non risponda che ad una formazione embriologica.

Io non trovo nessuna possibile, lontana analogia, tra le formazioni descritte e quella del Nebenkern! La domanda, invece, che io mi pongo, e alla quale credo di potervi rispondere con le mie osservazioni sulle trasformazioni dell'endotelio del cuore branchiale, è la seguente: È il cosiddetto Nebenkern una formazione stabile cellulare, come il MARCEAU sostiene, oppure è un prodotto del metabolismo organico? Una formazione stabile non è, poichè esso si può e non si può trovare; dunque, non può essere altro che un prodotto dell'attività funzionale cellulare, escreto o secreto, vedremo a momenti.

Scaturisce di conseguenza l'altra domanda: è il cuore branchiale, organo secretivo o escretivo? La fede nella seconda idea viene scossa dai risultati anatomici. — Un organo renale senza comunicazione con l'esterno, servito soltanto dai piccoli e pochi necrofori, i leucociti, come vuole CUÉNOT, per allontanare i prodotti di avvelenamento che l'organismo scarica, mi sembra un'idea arrischiata e la ritengo improbabile.

L'organismo sarebbe in tal modo la tela di Penelope che scarcherebbe i suoi prodotti nell'organo renale (il cuore branchiale), ove si formerebbero i voluti cristalli di acido ippurico. — I quali sarebbero presi dai leucociti, portati di bel nuovo nel circolo sanguigno, e quindi al rene, quale teleologia da parte dei leucociti! per essere definitivamente portati all'esterno, oppure nelle branchie, per cadere insieme alla sostanza inglobata nell'ambiente, i leucociti, così, morrebbero per il bene dell'individuo. Questo modo rappresenterebbe la liberazione soltanto di un'infinitesima parte di escreto e quindi impossibile che dall'osservazione di tal fenomeno si possa inferire la funzione escretoria del cuore branchiale. Nel quale, se non erro, pare che il processo descritto dal CUÉNOT, abbia molta rassomiglianza

con l'altro descritto dal PEEFFER nel Plasmodio di Aetaliium, in cui si formano vacuoli di escrezione che, scoppiando, rilasciano i cristalli di acido ippurico che l'organismo non può digerire.

Di più, l'assorbimento del carminato d'ammonio da parte di un organo non è l'indice matematico per classificarlo come escretorio, poichè tanti altri organi assorbono tale sostanza: cellule calcaree, p. es. organi glandolari, come nella seppia, in cui la glandola pericardica si ritiene un organo linfatico. Ora, quale analogia vi può essere tra un organo escretivo e un organo linfatico, non capisco. Invece, questi fatti ultimi, che ho mentovati, fanno persuaso a prima vista, che effettivamente nelle cellule del cuore branchiale ben altri fenomeni devono aver luogo che quelli di escrezione!

L'embriologia ci ha dimostrato precedentemente quanto inaccettabili siano i risultati morfologici del CUÉNOT, il quale sostiene „Chez les Céphalopodes, les cellules closes à carminate se concentrent exclusivement dans la paroi du coeur branchial et dans celles de l'appendice du coeur; les cellules du coeur et celles de l'appendice sont notablement différent . . .“ Queste cellule non sono altro, come io credo di aver dimostrato, che cellule originariamente mesenchimato-se, che prendono una speciale evoluzione, negli stadi posteriori dell' organismo, adattandosi a nuove funzioni.

Credo, peraltro, fermamente che il cuore branchiale non sia altro che una glandola a secrezione interna, la quale immette nell' organismo sostanze delle quali non se ne conosce il valore.

Forse il lavoro del MARCEAU, al quale, di tanto in tanto, per le sue deduzioni, crede nella funzione secretiva, dice a p. 570. „Les cellules propres de la paroi spongieuse des coeurs branchiaux des Céphalopodes, ainsi que les cellules endothéliales de ces mêmes organes, chez les Calmars et les Sépioles, elaborent des pigments ou des granulations figurées dont la fonction est encore inconnue . . .“ Questo è senza dubbio un argomento molto decisivo per la mia tesi, poichè tali granulazioni possono essere semplice secreto, il quale s'immette nell' organismo per una funzione non conosciuta. Checchè si dica, è certo che tali granulazioni non sono da annoverarsi tra i prodotti di escrezione, poichè sarebbe un unicum nel regno animale.

11. Il Rene dei Cefalopodi.

Premetto una descrizione nell'adulto e parto dal lavoro del GROBBEN, il quale meglio del VIGELIUS ne studiò la morfologia e

l'istologia. Tipicamente, come in tutti i Molluschi, i reni dei Cefalopodi, eccetto il *Nautilus*, comunicano da un lato col pericardio, dall'altro coll'esterno. Essi sono posti nella parte anteriore della cavità del mantello (morfologicamente posteriore) e nella porzione mediana del corpo, accollati alle vene cave, formando in tal modo, a primo aspetto, specie di appendici, come furono infatti ritenuti, fino a quando apparve un breve lavoro di HUXLEY, di grande momento per la morfologia dei Cefalopodi. — In cui egli omologava le ritenute appendici delle vene cave ai sacchi renali degli altri Molluschi, con le seguenti parole: „The venous appendages of the Cephalopoda, however, have been demonstrated to be renal organs by containing secreted uric-acid, and they possess the faculty of the rhythmical contraction“, riferendosi con questo passo, senza dubbio, ad una ben fondata supposizione del KÖLLIKER, e continua: „The chamber of the venous appendages in the Cephalopoda answers to a „contractil sac“ in which the secreting power and the contractil faculty have become restricted and localized in a portion of the organ“. — Parecchi lavori sono venuti, posteriormente, a confermare questa veduta morfologica.

Nei Decapodi i due sacchi renali sono in comunicazione l'un coll'altro nel piano mediano. Nella seppia che è l'oggetto meglio ricercato, vi sono due comunicazioni: una anteriore larga; l'altra stretta all'angolo posteriore mediano del sacco renale. — Dalla comunicazione anteriore larga si estroflette un grosso sacco, il quale arriva alla parete posteriore del corpo al disopra del sacco renale inferiore, del quale è in alcuni punti più largo.

I due sacchi renali inferiori comunicano all'esterno per mezzo di due ureteri, i quali formano due papille, l'una a destra, l'altra a sinistra dell'ano, nel loro punto di sbocco. — I sacchi renali inferiori non sono pieghettati (nella porzione inferiore e in parte in quella superiore, cioè), presentando, in queste porzioni che aderiscono alle pareti del corpo, un epitelio piatto, il quale, come si esprime il GROBBEN, non ha alcuna somiglianza con l'epitelio che si trova addossato alla vena cava e che assume la forma di „eingebuchtet traubige Gebilde“. — La porzione a epitelio piatto del rene fu detta „Bauchfelltasche“, ritenendosi per una formazione speciale; ma, vedremo prossimamente, come essa siasi ridotta per mancanza di funzionalità.

Nel sacco renale impari si trova che esso presenta esternamente alle vene cave le istesse „traubige Gebilde“, che si continuano alla

parte inferiore con le appendici dei sacchi pari. In maniera generale possiamo ritenere che tali „traubige Gebilde“ si mantengono nel rene soltanto nelle porzioni che sono a contatto col sangue.

Simile aspetto hanno anche altre formazioni, che si trovano nel sacco renale impari, le quali, però, sono di consistenza molto più spugnosa, partono dalla parete anteriore del detto sacco e corrono in due linee fino alla fine del sacco impari, ove si congiungono in vicinanza dell' appendice cieca dello stomaco, la quale, collo stomaco stesso, pende nel sacco renale impari.

Il passaggio di queste appendici, dalla parete superiore alla inferiore, segue per una piega molto risaltante, che si eleva sulla porzione anteriore della parete superiore del sacco renale impari, nella linea mediana; si volge poi a destra e riesce, dove le due formazioni comunicano tra di loro, al lato inferiore del sacco impari stesso. Queste sono le porzioni dell' epitelio renale che non sono appiattite.

La ora descritta piega veniva disegnata come pancreas, ma cotesta denominazione è in parte giusta, poichè essa è contenuta nei „traubige Gebilde“ e ne condiziona la forma; essendo essa soltanto rinchiusa nel sacco renale, pendendovi in quest' ultimo, cioè. — Perciò, la somiglianza di essa con le appendice delle vene cave, non è data dall' istesso momento fisiologico e morfologico, dalla diramazione delle vene, cioè, ma dall' insenatura che il pancreas fa nel rene.

Nell' istessa maniera sporgono e sono circondati: lo stomaco e il sacco cieco d'esso, di contro ai risultati del VIGELIUS il quale riteneva che tali organi giacessero nel sacco renale impari.

La descrizione accurata del GROBBEN, di cui ho dato il sunto punto per punto, ha portato nell' argomento una certa chiarezza e ha scartato ingombranti speculazioni, come per es. sulla comunicazione dei reni per mezzo di pori colle vene cave e che i reni, come voleva il VIGELIUS, rappresentassero un solo ed unico organo: deduzione tratta, peraltro, senza considerazioni, nè anatomo-comparate, nè embriologiche.

Il sacco renale consiste di tessuto connettivale fibrillare, al quale si uniscono qua e là fibre muscolari. — La sua superficie interna viene ricoperta da un epitelio, che consiste di cellule piatte poligonali, provvisto di nucleo rotondo o allungato.

Gli ureteri sono forniti di pieghe, ricoperte di un epitelio cilindrico ad un solo strato, di cui i nuclei sono ovali o rotondi,

e di cui la superficie libera sopporta una fine cuticola. Alla base dell' epitelio si trova una membrana basale che lo separa dalla parete propria dell' uretere, formata da fibre muscolari longitudinali e circolari, ordinate irregolarmente, ove s'incontrano lumi circolari che sono, semplicemente, vasi sanguigni. La superficie esterna dell' uretere viene ricoperto da un epitelio cilindrico stratificato, accompagnato da una cuticola.

Le appendici venose non sono altro che „ein reich entfaltetes abgeschlossenes Verzweigungssystem der ihn tragenden Vene, das vollkommen geschlossen ist“ — come dice il GROBBEN.

Il vaso venoso, che porta il sangue nelle appendici, si divide tosto in una quantità di vasi di piccolo calibro, che si distendono in tutte le direzioni fino alla periferia dell' organo, che in riguardo ai loro rapporti „hängen nur selten mit einander zusammen, sondern werden fast überall durch Lumina von einander getrennt, welche peripherisch an zahlreichen Stellen in die Harnblase ausmünden und also deren Fortsetzung bilden“. Questi lumi rappresentano un sistema irregolare di canali, i quali servono all' uscita dei prodotti di escrezione all' esterno.

Si describe il rene come formato da un epitelio dal cilindrico al cubico, con nuclei grossolani e posti alla base delle cellule — le quali sono fornite di striazione, fenomeno che si riscontra soventi nelle cellule renali e che si spiega con un ordinamento dei granuli escretori, linearmente. Questa striazione è soltanto, diciamo così, fisiologica, poichè essa non è in tutte le cellule egualmente chiara, ma alle volte al posto dei bastoncelli, come il GROBBEN chiama, non a proposito, tali formazioni, si trovano granuli allineati; altre volte non vi sono nemmeno questi ultimi di modo, che dei bastoncelli non se ne trova più traccia. Le cellule sono rivestite di uno strato cuticolare, il quale presenta a sua volta una striatura perpendicolare alla superficie cellulare ed è comparabile alla cuticola che si trova nel rene degli altri animali.

L'epitelio renale si pone sulle diramazioni delle vene cave, al disotto del quale appoggiano fasci muscolari, che non si sa a quale dei due organi limitrofi appartengano.

Le cellule della porzione piatta del rene sono pavimentose, ma la loro forma varia anche un poco col variare dello stato di contrazione dell' animale. Anche queste cellule sono rivestite di una cuticola striata, la quale non è molto alta. Tra queste cellule sono sparse cellule mucose, unite a gruppi, poste orizzontalmente,

che s'intromettono tra le cellule vicine. In preparati freschi, tali cellule mucose appaiono riempite di granuli, che ricoprono spesso anche il nucleo. All'epitelio segue il connettivo con fasci muscolari: alla parete inferiore del sacco renale si trova una forte muscolatura che il GROBBEN opina appartenere alla parete renale. Le pareti pieghettate degli ureteri sono ricoperte di epitelio cilindrico, di cui le cellule sono unite strettamente le une alle altre. Qui si trovano anche cellule mucose. — Segue il connettivo, poi, addossato al quale si trovano fibre muscolari longitudinali e circolari. Verso l'imboccatura del sacco renale aumentano le cellule mucose. Nelle vicinanze della papilla che si eleva alla porzione posteriore dell'uretere, la parete di questo viene ad essere rivestito di due diversi epiteli. L'uno è quello sopradescritto, con la differenza che, ove non si trovano cellule mucose, le cellule sopportano ciglia vibratili; l'altra forma di epitelio, invece, è fatto di cellule cilindriche, con contenuto granulare grossolano.

Alla parte interna posteriore dell'uretere, dove esso dà nel sacco renale, si trova una papilla con numerose prominenze, che si prolunga per poco nella parete renale, per poi immettere in una spaziosa cavità che è quella del celoma.

Secondo il BOBRETZKY l'abbozzo dei sacchi renali nel *Loligo* appare come cavità nel mesoderma, lateralmente all'intestino, tra gli abbozzi delle vene cave, delle vene e delle arterie branchiali, a forma più o meno triangolare, rivolto con il vertice verso l'apertura anale, e circondante con la sua base le vene branchiali. La cavità dell'abbozzo renale si distingue facilmente dalle altre, sia perchè non contiene alcun precipitato, com'è caratteristico per le cavità contenenti il sangue, sia perchè è contornata da un epitelio cilindrico.

Il BOBRETZKY ammette che il celoma ed il rene sono due differenti formazioni, che non hanno tra di loro alcun rapporto genetico.

Il FAUSSEK ritiene aver osservato che il celoma e il rene sono un'unica e sola cavità e „Theile einer sehr unregelmässigen Höhle sind, die auf jeder Seite zwischen den Leibeswandungen und dem Dotter in den Räumen zwischen den Blutgefässanlagen entsteht“. Perciò la cavità del rene sarebbe soltanto una porzione del celoma, il quale è divisibile in due porzioni, di cui l'una è formata dalla porzione orizzontale della cavità comune, raggiunge il piano per il quale passa il canal digerente, è dorsale e rappresenta il celoma; l'altro è un sacco

ventrale con pareti epiteliali ed è l'abbozzo del rene, e deduce: „Eine Höhle aber, die die Nieren und Pericardialanlage bildet, ist als Cölomhöhle aufzufassen.“ È curioso prima di tutto osservare come la parte dell' unica cavità, che egli comprende sotto il nome di celoma, abbia nella sua porzione ventrale una costituzione istologica diversa da quella dorsale!

Il rene in uno stadio posteriore s'ingrandisce e si spinge nella parte posteriore del corpo, conservando le sue pareti epiteliali soltanto nelle porzioni, che si appoggiano alle vene cave. In uno stadio più adulto, i reni accompagnano le vene cave fino alla porzione posteriore del corpo e avviene la differenziazione dell' epitelio.

Qui mi pare utile rilevare che il FAUSSEK in una figura istologica rappresenta la comunicazione tra il rene ed il pericardio, cosa che si vedrà anche nelle mie figure; e che trattandosi di uno stadio abbastanza inoltrato nello sviluppo, non deve far meraviglia, per cui questo fatto non ha alcun valore per la Nephrocöltheorie.

Proprie osservazioni.

Compito, in questa parte del mio lavoro, è d'indagare l'origine del rene, i suoi rapporti cogli altri organi e le condizioni istologiche, ove esse siano differenti da stadio a stadio.

In uno stadio giovanissimo, il rene si presenta, come un abbozzo simmetrico dall' una e dall' altra parte del corpo, tra le vene cave e il seno branchiale, propriamente nella porzione in cui i due organi si mettono in comunicazione e lasciano uno spazio tra la cavità branchiale e la comunicazione istessa. Nel quale si pone il rene, a forma di triangolo isoscele, con la base appoggiata alla porzione interna della cavità branchiale sopraddetta, e con i due lati eguali, l'uno confinante colla vena cava, l'altro con il cosidetto seno branchiale ed, infine, con il vertice rivolto verso l'interno, dorsalmente, cioè. La Fig. 50 (*R*) mostra tali rapporti, in cui però ho soppresso la comunicazione tra il seno branchiale e la vena cava. Il rene è posto nel mesenchima del corpo ed è formato istologicamente da epitelio cilindrico alto, eguale in tutti i suoi tre lati. Mano mano che gli organi circostanti si spostano per sistematizzarsi, il rene si allunga e presenta una forma, come nella Fig. 38 (*R*), nella quale si vede che, dorsalmente e ventralmente, esso si è allargato, mentre nella porzione mediana si è restretto fino all' accollamento, quasi, delle sue pareti. L'epitelio renale, come si vede dalla

Fig. 38 (*R*), è rimasto uguale a se stesso in tutte le sue porzioni. La porzione dorsale si allunga e si allarga sempre più verso la porzione del celoma, che resta tra le vene branchiali e il cuore, con spiccata tendenza a porsi a contatto di esso.

Ma non appena questo momento è accennato nell' embriologia, cioè la tendenza del rene a porsi in contatto col celoma, io parlo di contatto semplicemente, sopravviene la nascita della vena branchiale, la quale fa sì che tale tendenza, spiccatamente accennata, non proseguia nelle sezioni posteriori e il rene si ponga di nuovo nella porzione ventrale delle vene branchiali. È appunto il braccio del rene che si protendeva verso il celoma che noi seguiremo, quando il rene prenderà rapporti di comunicazione con esso.

A questo livello il celoma si riduce, lasciando, come ho detto precedentemente, un' apertura a sè e per sè per mezzo della quale comunica coll' esterno; il rene, invece, continua per conto suo, come una fessura, tra il seno branchiale e la vena cava, che stanno, attorno al rene, simile a due muraglie, che non gli permettono di espandersi verso le porzioni laterali del corpo; come mostra la Fig. 38 (*B*, *Vc*).

Il rene, nella parte anteriore, si riduce sempre più ad una stretta fessura, sporgendo un poco nel seno posteriore, e si chiude definitivamente poco prima che le due vene cave comunichino fra di loro per formare la vena cefalica; in altri termini, alle radici di questa troviamo che i reni sono già scomparsi, senza apparizione degli ureteri.

La Fig. 38 ci mostra l'istologia del rene in questo stadio, in cui grossi nuclei, ricchi di sostanza cromatica, occupano tutta intera la porzione limitata dal protoplasma indifferenziato, il quale non presenta alcun particolare aggruppamento attorno ai nuclei. In questo stadio, dunque, il rene non forma un' unica cavità col celoma, ma, la tendenza ch'esso mostra ad appoggiarsi al celoma, è dovuto ai loro rapporti di vicinanza. E mi preme rilevare un punto abbastanza curioso delle osservazioni del FAUSSEK. Egli sostiene che: „Die Pericardialhöhle unterscheidet sich von der Nierenhöhle bedeutend durch den Bau ihrer Wände; diese bestehen aus kleinen Zellen, die ein flaches Epithel bilden.“ Io, veramente, non so concepire una cavità di eguale origine che abbia, embrionalmente, due differenti forme di rivestimento. Questa osservazione mi rende dubbioso sulle osservazioni del FAUSSEK, poichè o la Cölomblase è una cavità, la quale posteriormente si differenzia in rene e peri-

cardio e allora l'epitelio si differenzierà posteriormente a seconda della funzione; o la Cölomblase non esiste ed essa si forma posteriormente, quando comunicherà il rene col pericardio, ma come fenomeno secondario. In questo ultimo caso la osservazione del FAUSSEK sui due epiteli formanti la Cölomblase, risponde al vero, concorda colle mie osservazioni. Di più le osservazioni del FAUSSEK ci dicono ben poco sulla evoluzione posteriore della Cölomblase, mentre per la sua tesi era tanto indispensabile.

In uno stadio più avanzato dello sviluppo, il rene si trova con altri rapporti e altro aspetto. Nella Fig. 41 (*R*) ho disegnato una sezione di tale stadio, ove si vede che il cuore branchiale si è già differenziato e pende nel celoma. — Ora, appare il rene, già molto prima della comunicazione tra la vena cava e il cuore branchiale, che non presenta più quella figura regolare triangolare come prima, ma le due pareti si sono, nel diametro dorso-ventrale, quasi riunite, lasciando solo un lume piccolissimo tra di esse; di contro il suo diametro trasversale si è molto allungato.

Adesso appare il fatto caratteristico della riduzione dell'epitelio ventrale del rene, come mostra la Fig. 41 (*R*). Nella quale si vede la porzione dell'epitelio renale, che si addossa alla vena cava, mantenersi alto, cilindrico, aumentare le sue dimensioni e diventare nell'evoluzione più vigoroso; mentre la parte ventrale si riduce a mano a mano. In detta figura sono mostrati luminosamente i rapporti istologici, che ho descritto.

Più in là il rene si distende verso il cuore branchiale, formando anche qui un triangolo isoscele, di cui la base è rivolta verso l'epitelio della cavità branchiale. Avvenuta a questo livello l'unione della vena cava col cuore branchiale, il rene cambia di nuovo la sua fisionomia, restando, però, come prima, tra i due organi laterali, quasi ivi compresso. Adesso ci troviamo al livello anteriore, al di là cioè, delle vene branchiali, ed assistiamo ad un nuovo fenomeno, molto interessante: la comunicazione tra il rene ed il pericardio. Ora, nella porzione al di sopra della comunicazione delle vene branchiali colle branchie (che ora sono differenziate) avviene che il rene s'introflette al disotto delle branchie. Il celoma contemporaneamente si trova diviso in due porzioni, per un'estroflessione del mesenchima del corpo: una latero-superiore al disotto della porzione laterale delle branchie, l'altra posteriore-laterale, compressa tra l'intestino ed il seno.

Diamo uno sguardo alla Fig. 42 (*U*), la quale è istruttiva e

può darci l'idea di come avviene l'interessante fenomeno. La fessura del celoma si presenta ancora unica, non ancora divisa, forma al di sotto delle branchie una sporgenza con cellule che meglio si vedranno nella Fig. 62 (*U*). Nella Fig. 42 mi sono contentato di dare un insieme di una sezione prima dello sbocco in tale insenatura del rene e della divisione del celoma. In questo modo si originerà un condotto, alla parte ventrale, il quale individualizzatosi, andrà fino all' esterno, indica in altri termini l'uretere. Nella Fig. 60 si vede l'istologia a forte ingrandimento dell' uretere: qui non si distingue che una sola assise di cellule, senza alcuna analogia, nè parti corrispondenti, alla struttura istologica dell' adulto. Il condotto si presenta di forma ovalare, con nuclei grandissimi, posti in protoplasma indifferenziato. Tale formazione, l'identica dei primi stadii, si presenta così, fino allo stadio più evoluto, che ho in mio possesso.

Poche sezioni dopo essersi formato quella sporgenza, Fig. 42 (*U*), avviene che il celoma si divide in due porzioni. La parte ventrale, in vicinanza alle branchie, si mette in comunicazione col rene, formando questi una specie di ginocchio, spingendosi prima in linea perpendicolare, dorsalmente al corpo dell' animale, e poi volgendosi verso l'esterno. Per mezzo di questo ginocchio comunica colla formazione sopradetta.

Dunque, come si vede in Fig. 42 (*C, U*), il celoma nella porzione laterale al disotto della branchia, forma, diciamo così, un ispessimento, il quale assume un ordinamento epiteliale regolare; a mano a mano che si va verso la porzione ventrale si chiude, e nella porzione dell' ispessimento si forma un canale nel quale sbocca il rene, come ho dimostrato precedentemente.

Tale sbocco si vede nella Fig. 62 (*R, U*) nella maniera più chiara. In questo stadio, in cui i cuori branchiali sono già formati, si vede che l'uretere sbocca all' esterno per mezzo di un condotto laterale, il quale si presenta in tutti i preparati, come io ho disegnato nella Fig. 58. Esso, come si vede, è una fessura tra il mesenchima del corpo, che attornia l'uretere. È interessante questo punto per due ragioni: 1) che si era negato negli stadi molto giovani una comunicazione del rene con l'esterno; 2) che la comunicazione avviene lateralmente nella cavità del mantello, sulla gibbosità che fanno gli ureteri. Gli sbocchi nell' embrione non hanno l'istessa posizione che nell' adulto in altri termini. Esso emigrano e gradatamente gli ureteri si spingono ventralmente verso l'ano e si pongono ad esso lateralmente.

Non sarà fuori di luogo qui osservare che io non posso assolutamente col mio materiale decidere se effettivamente le aperture, che io ho omologate a quelle del *Nautilus*, vada nella porzione, ove il celoma s'ispessisce, per dare origine all' uretere; o quella è una nuova apertura che si forma. A me sembra molto probabile che l'uretere, almeno nella porzione prossimale al celoma, sia da esso originato e risponda completamente all' apertura del *Nautilus*, alla quale si aggiunge una porzione extracelomatica di origine mesenchimatoso. Checchè si pensi sull' origine dell' uretere, certo si può concludere che l'uretere non è una porzione del rene, ma questo in esso sbocca, un poco dopo che vi è sboccato il celoma. Con ciò non voglio dire che esso fisiologicamente non risponda ad una parte integrante del rene. — La stessa Fig. 62 illumina molto le mie considerazioni. Dopo questa importante formazione passiamo a considerare un' altra. Il VIGELIUS aveva ben osservato un rene impari, fatto che risponde all' anatomia della seppia adulta; ma il GROBBEN sostenne, appoggiandosi al lavoro del BOBRETZKY, che si tratta di una formazione pari, della quale mi pare molto interessante seguire le evoluzioni. Ho sopra descritto il primo abbozzo del rene e le sue prime trasformazioni, quando si pone intimamente a contatto con la vena cava. In questo periodo i reni sono una formazione pari che si appoggiano alle due vene cave, spingendosi fin nella porzione mediana, e in cui l'epitelio esterno delle due cavità renali si pone quasi vicino, senza però porsi completamente a contatto, essendo divise dalle cellule di mesenchima, che s'intromettono dappertutto. — La Fig. 58 (R) mostra questo stadio dei reni — in cui si vede che già le vene cave sono tutt' affatto attorniate dall' epitelio cilindrico; e l'epitelio, invece, che limita la porzione ventrale, è profondamente ridotto.

Da questo stadio si passa ad un altro stadio più adulto, in Fig. 49 (R) in cui si vede l'ultima evoluzione, quella cioè ove i due reni si sono straordinariamente allargati, hanno perduto il loro epitelio che li divideva nella porzione mediana del corpo, forse si è assorbito, e ci troviamo in presenza di un' unica cavità, che formerà la cavità renale dell' adulto. Questo avviene nella porzione ventrale. invece, nella porzione dorsale, succede un altro processo molto interessante.

Nel periodo di sviluppo in cui gli organi si sono assestati, l'intestino è attorno attorno bagnato da un seno. Il rene si adagia ponendosi sul seno, che bagna l'intestino posteriore, e segue l'intestino stesso.

Questa cavità ha l'epitelio, che circonda il seno perintestinale, eguale a quello alto, cilindrico del rene: esso si conserva con gli stessi caratteri dell'epitelio renale, evoluto, in vicinanza del sangue.

Ora, in vicinanza dello sbocco delle vene cave nella vena cefalica, l'intestino mediano si pone tra esse; e al seno, che lo circonda, si accolla una porzione laterale interna del rene. — Alla radice della vena cefalica, i reni si allargano per due fatti caratteristici: per la scomparsa a questo livello dell'intestino nella porzione mediana del corpo e per il restringersi della cavità del celoma, la quale è ridotta lateralmente a due condotti, che occupano la porzione esterna, al disotto dell'epitelio della cavità branchiale — Fig. 42 (*B, I*).

Il rene destro è quello che si allarga con dimensioni sempre più evidenti da sezione a sezione, mentre il rene sinistro, appare soltanto un poco ingrandito, ma frenato dagli organi vicini: dall'aorta, cioè, e dall'intestino che permene nella metà sinistra del corpo, come si vede in Fig. 61. Il destro, invece, ha tutta la possibilità di allargarsi, poichè nessun impedimento trova alla sua espansione, va nella porzione posteriore del corpo e si addossa all'intestino che si trova, a sua volta, spinto verso l'organo vitellino, a sinistra, che è bagnato da un seno. Questa porzione si congiunge con il rene sinistro e si ha così una grande cavità, l'estroffessione dorsale dei reni, la quale congiunge i reni dorsalmente, occupando tutto lo spazio che resta tra l'intestino terminale, nella porzione ventrale, e la glandola della conchiglia.

L'estroffessione del rene avviene alle radici della vena cefalica.

La Fig. 51 (*R'*) risponde alla descrizione fatta sopra; in cui vi sono scrupolosamente disegnate le porzioni dell'epitelio renale che degenerano e quello che resta funzionale. Come si vede dalla figura, ove vi è una lacuna sanguigna, colà è florido l'epitelio renale.

La Fig. 58 rappresenta una sezione frontale, la quale dà un'idea dei rapporti tra le vene cave, i cuori branchiali e i reni, che si appoggiano all'epitelio delle vene cave.

Volendo schizzare, dopo le descrizioni date, il rene nell'embrione, si può riassumere la sua forma nel seguente modo.

I reni nascono, come organi pari, nelle vicinanze delle vene cave alle quali essi si accollano intimamente, diventando poi una sola ed unica cavità. La quale, nelle vicinanze della radice della vena cefalica, dà un'estroffessione della porzione destra, che raggiunge la porzione sinistra del rene, intromettendosi fin nell'estrema porzione al disotto della glandola della conchiglia e addossandosi nella porzione sinistra

al seno perintestinale. La sezione dopo che l'estroffessione descritta, si è presentata nella sua massima dimensione, appare l'organo vitellino nella porzione mediana del corpo, di modo che sparendo il seno sanguigno, l'estroffessione renale viene a diminuire subito di dimensioni, fino a scomparire. Esistono ora soltanto le porzioni ventrali dei reni, le quali seguono per un certo tratto la vena cefalica e dopo si uniscono a due canali di stretto lume, che saranno gli ureteri.

Comparando questi rapporti anatomici con quelli dell'adulto, si vedrà quali evoluzioni compiono questi organi renali.

Nell'adulto vi sono gli stessi rapporti che negli embrioni avanzati nello sviluppo, che ho potuto esaminare. I reni, quivi, ventralmente, si trovano addossati alle vene cave, formando una sola ed unica cavità, come ho descritto sopra, donde alle radici della vena cefalica, dorsalmente, ha origine quella estroffessione che si trova al disotto della conchiglia.

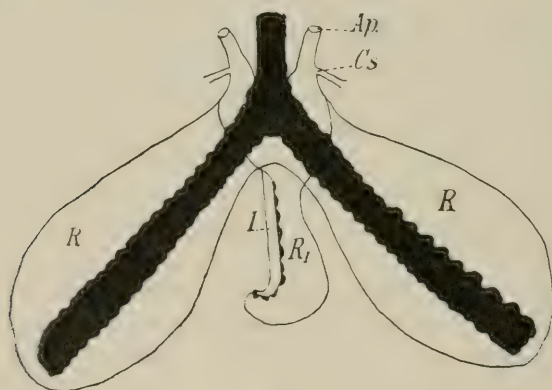


Fig. H.

Rappresenta il rene di embrione di Seppia visto dalla porzione dorsale (disegnato da un modello).

Vene cave in nero. *R* rene. *Rr* appendice renale. *Ap* sbocco dell'uretere. *Cs* sbocco del celoma. *I* intestino.

Cosicchè nel rene possiamo considerare una porzione ventrale e pari e una dorsale impari, tra le quali si trovano gli organi della circolazione e della digestione. Per meglio renderci conto di questi rapporti, disegno in proiezione il rene, come risulta da un modello che ho costruito (Fig. del testo H).

L'istologia è interessante quanto la morfologia, poichè i tessuti di questi organi sono soggetti a molti cambiamenti. Se si esamina la

Fig. 37. si rileva, in uno stadio molto giovane, i rapporti dell' epitelio del rene coi tessuti delle cave. Il rene non ha ancora assunto formazioni prettamente cellulari, ma ha nuclei grossi, con una distinta membrana e con un nucleolo alle volte difforme e molto grande. I nuclei si trovano collocati in protoplasma granulare, ove non vi è alcuna traccia di quelle striazioni tanto tipiche dell' adulto. Il contatto colle vene cave dell' epitelio renale avviene soltanto posteriormente, poichè negli stadi molto giovani, il rene è separato dalle vene da uno strato di mesenchima Fig. 50 (*R*), che viene assorbito dopo, che le due formazioni si pongono intimamente a contatto.

Nella Fig. 55 ci troviamo in presenza di uno stadio più adulto, ove si può osservare la riduzione dell' epitelio del rene a seconda delle porzioni, cui esso è appoggiato. Se al disotto scorre il sangue, esso presenta granulazioni molto evidenti, che rappresentano, come giustamente s'appone il GROBBEN, correnti escretorie, che posso, del resto constatare, poichè in questi stadi l'escrezione è già cominciata. — Nell' altra porzione, che si adagia al celoma, è straordinariamente ridotto, riduzione che si farà sempre più evidente negli stadi seguenti. A forte ingrandimento, in un embrione avanzato nello sviluppo, l'epitelio renale, quello cioè che conserva le sue proprietà escretorie, si presenta come nella Fig. 56, in cui l'epitelio è formato di cellule le quali sono tanto alla base, porzione appoggiata alla vena cava, cioè, che nella porzione distale, che sporge nella cavità, renale di uguali dimensioni, quasi cilindriche. Il nucleo è grandissimo e rotondo, e si trova costantemente verso il centro della cellula; di contro alle osservazioni nell' adulto, secondo le quali esso resta alla base della cellula. La sua membrana si colora splendidamente e intensamente colla lacca ferrica, la quale colora ancora l'unico, o i diversi nucleoli, che vi si trovano.

Un attento esame del protoplasma insegna che esso è attraversato da fili protoplasmatici i quali sono composti di granuli che si allineano l'uno dietro l'altro. Questi granuli, che sono di natura escretoria, si colorano intensamente con l'ematosilina ferrica, mentre il resto del protoplasma assume un tono grigio, Fig. 56.

Questi fili si trovano posti in tutti i sensi, in tutte le direzioni, alle volte parallelamente, alle volte s'incrociano, nella porzione distale sono più frequenti che nella prossimale, senza però tacere che in questo stadio non sono soprattutto frequenti. Come si vede, benchè fondamentalmente eguali con l'adulto, pur tuttavia, qui vi

manca ancora l'ordinamento, che fa parere la cellula fornita di strie parallele. Debbo ancora mentovare un ispessimento alla porzione distale della cellula, che sembra cuticolare, ma questa formazione, non presenta negli embrioni, striazione come nell'adulto.

Che questi fili protoplasmatici siano il prodotto di correnti escretorie, non vi è dubbio, dopo gli esperimenti della MONTI, sul comportarsi del rene delle Marmotte, durante il letargo e nello stato normale. Nell'embrione di seppia tali correnti cominciano ad apparire tardi nell'ontogenesi ed effettivamente credo che una vera e propria escrezione cominci col separarsi dell'organismo dal vitello nutritivo.

Sono i sopradescritti fili protoplasmatici, soprattutto, preesistenti nel plasma, in altri termini è soltanto la corrente escretoria che agisce in maniera da ordinare i granuli preesistenti in fili, oppure sono dovuti a metabolismo che avviene in presenza della funzione escretoria?

Non mi è possibile prendere posizione nella controversia, senza esperimenti per evitare inutili speculazioni.

12. Cuore.

Come si sa, il cuore nei Molluschi è posto dorsalmente all'intestino, rinchiuso nel pericardio, costituito di un ventricolo molto muscoloso e di atri meno muscolosi del ventricolo stesso, i quali variano col variare del numero delle branchie. Dal ventricolo partono due arterie: l'una, la cosiddetta arteria anteriore, che porta il sangue nella parte anteriore del corpo e arriva fino alla testa, irrorando gli organi che incontra sul suo cammino per mezzo di arterie collaterali; l'altra è l'arteria posteriore che porta il sangue ai visceri, alla glandola genitale e all'intestino mediano.

Il percorso di dette arterie, e specialmente della seconda, si trova raramente così schematica in tutti i Molluschi. Così, p. es., l'arteria posteriore ha origine da un'estroffessione del seno cefalico nei Chitonidi; invece nei Prosobranchi, Pulmonati e Opistobranchi non ha la stessa posizione, nè forse sempre lo stesso valore morfologico, come anche nei Lamellibranchiati, come discuterò in appresso.

Il cuore nei Cefalopodi è costituito di un ventricolo e di due o quattro atri, a secondo del numero della branchie. — Dal ventricolo partono due grossi vasi come nelle altre classi dei Molluschi, in generale. Questi rapporti s'incontrano soltanto nel *Nautilus* e negli Oegopsidi, mentre negli Ottopodi e Miopsidi l'aorta posteriore non esiste più come un vaso, che bagna l'istesso territorio che nelle

forme precedenti, ma alcune arterie, che quivi uscivano dall'arteria posteriore, negli Ottopodi e Miopsidi invece si rendono indipendenti e nascono direttamente dal cuore, come è il caso dell'arteria genitale.

Abbiamo, quindi, un'arteria che bagna i visceri e che io chiamerei addominale o viscerale ed un'altra arteria, la genitale, serbando peraltro, il nome di arteria posteriore a quel vaso che irrorà l'uno e l'altro territorio.

Il ventricolo del cuore di seppia, secondo il CUVIER, presenta tre lobi, di cui il lobo mediano è posto nella parte di mezzo del corpo, sull'intestino, e i lobi laterali sono situati lateralmente a questo. — A questi lobi laterali seguono, uno per lato, gli atri che lo SCHWAMMERDAM considerò, a ragione, non come formazioni anatomiche proprie, ma come due rigonfiamenti della vena branchiale. Dal cuore fuoriesce una piccola arteria che si ramifica nella pareti del cuore stesso.

La divisione in tre lobi del cuore, di cui il lobo mediano non è altro che un'insenatura, diventa nel polpo una piega muscolomembranosa, come la definisce il MILNE-EDWARDS, la quale divide il cuore in due porzioni, separate l'una dall'altra. — Il MARCEAU crede che tale forma del cuore sia utile, poichè è possibile in tal modo all'animale di poter spingere con più forza il liquido sanguigno nei piccoli vasi.

Secondo il detto Autore esisterebbe una correlazione tra lo stato di difesa, s'intenda possibilità di difendersi, e le pareti del cuore, le quali sono tanto più spesse, quanto l'animale è capace di maggiori contrazioni.

Il cuore dell'adulto possiede istologicamente tre strati, andando dall'esterno all'interno: 1) Eptelio pericardico; 2) Miocardio; 3) Endocardio.

Il primo strato è dato dal pericardio; il secondo è formato di fasci muscolari, che s'incrociano in vario senso, in cui si osservano frequentemente cellule connettivali e connettivo intrafascicolare e perifascicolare.

Nel cuore di seppia la muscolatura è ordinata in 3 sensi: 1) longitudinalmente; 2) circolarmente che rappresenta la porzione più spessa del miocardio; 3) a direzione irregolare.

Negli altri Cefalopodi non è possibile distinguere così manifestamente tre sensi nella direzione dei fasci muscolari del cuore, ma i fasci a direzione longitudinale, ora sono associati con quelli a direzione circolare, ora con quelli a direzione irregolare.

La presenza del terzo strato del cuore, l'endotelio, viene sostenuta dal MARCEAU in una maniera abbastanza curiosa. — Se un endotelio negli invertebrati esista o no è la vexata quaestio del giorno. In massima, la sua esistenza viene negata da osservatori accurati e, dove esiste, una tale formazione è non un endotelio, come nota il BERGH, ma l'intima o la membrana di LEYDIG, che è addossata al miocardio e si trova in ogni piccolo vaso, oltre che nel cuore, come membrana omogenea.

Il BERGH si servi per dimostrare l'errore, in cui erano caduti molti osservatori, della convincente reazione del VAN GIESSEN, colla quale il voluto endotelio assume la colorazione del tessuto connettivale.

Il MARCEAU rimette a galla un' idea, che aveva avuto già gli onori della tomba, in una maniera poco felice, poichè non vi prende nessuna parte, nè l'esperimento, nè l'osservazione nelle sue convinzioni; ma egli si lascia trasportare dal lume di speculazioni poco convincenti, come vedremo appresso.

Nel calamaio e nella *Sepiola* gli atri non sono affatto differenziati, poichè nel primo non vi è alcun rigonfiamento delle vene branchiali, e nella seconda, pur essendovi un piccolo rigonfiamento, non esiste un differenziamento istologico. Nella seppia invece si trovano atri ben differenziati, formati istologicamente come segue: 1) da un endotelio tenue, formato di cellule a nucleo molto sviluppato con poca affinità con la lacca ferica; molto spesso questo strato è distaccato ed aderisce ad uno strato di emolinfa; 2) di una tunica muscolare di spessore variabile, formata di un tessuto congiuntivo lasso, nel quale sono poste le fibre muscolari di non grande spessore. Il connettivo è formato di fibre e di cellule ramificate, di cui il nucleo è molto voluminoso. — In questo strato della tunica muscolare, vi si trovano capillari, e le fibre sono ordinate all'esterno circolarmente e all'interno longitudinalmente. Le fibre striate, poi, hanno la medesima struttura che nel ventricolo. — 3) Una tunica congiuntiva lassa, di cui lo spessore varia col variar della natura dell'epitelio che la riveste, quivi si trovano capillari e vasi di dimensioni abbastanza ragguardevoli; 4) l'epitelio del pericardio.

Il primo lavoro embriologico sulla seppia, ed è l'unico finora che abbia seguito tutti gli stadi, lo dobbiamo al KOELLIKER, il quale osservò che i cuori (cuori branchiali compresi) si originano nel blastema esistente alla base delle branchie, che formano in principio una cavità perfettamente chiusa. La struttura primordiale dei cuori

mostra poche particolarità; cellule embrionali primarie e secondarie formano le pareti di essi, che nella porzione rivolta verso il mantello sono rivestiti da un epitelio pavimentoso. Egli osserva che, in stadi successivi, i nuclei diminuiscono di grandezza, quando cioè cominciano a formarsi le fibre. Negli embrioni maturi, trova che effettivamente la struttura fibrosa si è già ben sviluppata, ma fra il tessuto si trovano ancora cellule embrionali primarie. Questa osservazione, come vedremo, è molto interessante.

L'aorta anteriore (cefalica) si trova posta nel dorso dell' embrione tra i due organi vitellini (nello spazio stretto, situato tra essi), dà due rami al mantello (rami pel sacco muscoloso di DELLE CHIAJE) e arriva fino all' esofago, emettendo nella parte anteriore, due arterie agli occhi. L'aorta posteriore fu dal KOELLIKER osservata soltanto negli embrioni maturi, la quale si divide in tre rami, di cui due (arterie laterali di DELLE CHIAJE) sono le vene posteriori del mantello; la terza (arteria mediana di DELLE CHIAJE) corre tra i due organi vitellini e arriva fino all' apice posteriore del mantello. Di più vide le arterie e le vene branchiali originarsi nello stesso tempo che l'aorta. L'istologia dell' aorta, secondo l'Autore, è molto semplice, poichè è una formazione a cui non pigliano parte gli elementi primari, ma è formata di fibre muscolari. L'origine dei capillari è la seguente, secondo il KOELLIKER: Più cellule secondarie emettono prolungamenti che si riuniscono, questo accumulo si scava e si originano, così, i capillari ed i piccoli vasi (p. 83).

Pei grossi vasi pensa che la formazione avvenga nel seguente modo: la parte esterna dei vasi si forma come nei piccoli, ma la porzione fibrosa proviene dal blastema che si trova in quel luogo, e termina così: „Würden also alle Gefässe von den kleinsten bis zu dem grössten ursprünglich durch Verschmelzung secundärer Zellen entstandene Kanäle sein.“

Il FAUSSEK, il quale poco aggiunge alle osservazioni del BOBRETZKY, dice che il cuore nasce sopra alle diramazioni delle vene cave, in due cavità, derivanti da due differenti abbozzi, che più tardi si fondono nella linea mediana. Solo la porzione posteriore produce il cuore, mentre le porzioni anteriori producono le vene branchiali. Gli sembra che queste cavità sieno indipendenti dalla altre del sistema sanguigno, tuttavia non gli è riuscito di provare la dipendenza di esse col seno posteriore e cogli abbozzi delle arterie branchiali.

a) Origine e forma.

Nell'embrione di seppia fino a stadii abbastanza inoltrati, fino a quando, cioè, è avvenuta la completa sistematizzazione degli organi, l'intestino medio e posteriore sono sempre accompagnati da un seno perintestinale, il quale, nel punto, ove troviamo il cuore nell'adulto, forma una specie d'insaccamento nel celoma, come mostra la Fig. 26 (*Si, H*). Per mezzo di tal movimento ha origine l'individualizzarsi di quella specie di anello e il venire quasi a contatto delle due porzioni del celoma che prima restavano distese e limitavano in linea retta il seno perintestinale. In altri termini, immaginiamo che la corrente sanguigna si versi in quella porzione del celoma, ove ora si trova il cuore, e pensiamo all'elasticità embrionale dei tessuti, si avrà esattamente l'idea, com'è facile convincersi con mezzi meccanici, della formazione di questa lacuna primitiva, rinchiusa nel celoma, dalle pareti del quale posteriormente si differenzierà la muscolatura del cuore.

Differenziatosi la parete muscolare nel modo che tosto vedremo, la quale è contenuto nelle pareti formati dall'epitelio del celoma, avrà origine per tal processo l'organo contrattile, che resterà attaccato, per mezzo di un vero e proprio mesocardio alle pareti dell'intestino, e rinchiuso nel celoma, come risalta meglio in una figura di una sezione trasversa a tal livello (Fig. 29).

Dalla porzione mediana, tra i due mesenteri delle vescicole celomatiche primitive, ha origine l'arteria genitale, dorsalmente, e a sinistra l'arteria cefalica, che come dimostrerò in appresso non è altro che un'estroffessione della porzione sinistra del cuore.

Da questa descrizione breve risulta che la porzione destra del cuore è sfornita di qualsiasi via per la quale il sangue ne possa uscire a diffondersi nel corpo.

Esaminiamo un taglio trasverso di un embrione molto giovane. — Vi si osserva, come nella Fig. 29 (*me*) la formazione del mesocardio, come meglio non si potrebbe descrivere con molte parole, al quale resta appeso il cuore. È interessante, soprattutto, nella figura la comunicazione del seno sanguigno perintestinale con le lacune che si trovano nel cuore e la sua persistenza. Prima che il cuore sparisca nelle sezioni, andando cefalicamente, si osserva che il celoma, che contorna l'intestino, si restringe nella sua parte ventrale, si allunga in un breve spazio in un tubo corto e a pareti paralleli, poi divarica ed attorniano il cuore forma un vero e proprio apparato di sos-

pensione di esso. Si ponga ben mente che il mesocardio è dorsale al cuore, soltanto se si considera l'animale nella sua posizione fisiologica; invece, morfologicamente, esso è ventrale.

Il cuore si trova ventralmente all' intestino (posizione fisiologica), tra la parete ventrale di esso e la splancnopleura, poco distante dal punto in cui l'intestino diventa terminale e sbocca nell' ano. — Descriviamo ora la forma e il cammino, come mi è dato ricavare da un modello costruito, del cuore nell' embrione.

Esso ha forma, nella porzione appoggiata all' intestino, concava, mentre nella porzione distale è convesso. — Il fatto che il cuore si appoggia all' intestino, determina in certo qual modo la formazione allargata delle porzioni laterali, mentre nel mezzo esso si presenta stretto e forma, effettivamente, una sporgenza nel lume dell' organo, che, però, non divide, come alcuni Autori vogliono, l'unico ventricolo in due. — La porzione laterale destra è sempre più voluminosa che la sinistra, poichè essa funge come un serbatoio, dal quale il sangue cola lentamente nella porzione sinistra, donde esce l'arteria cefalica, che va verso la testa, al disopra dell' intestino.

Dalla porzione mediana del cuore fuoriesce l'arteria genitale, che corre ventralmente (posizione fisiologica) fino al seno posteriore, e presenta un bulbo al suo punto d'innesto col cuore. — Il quale, andando verso la parte cefalica dell' embrione, s'ingrandisce sempre, assumendo quivi le sue maggiori dimensioni e conservandole fino a qualche sezione prima di dare origine alla arteria cefalica, con l'origine della quale esso scompare nelle sezioni. — Le vene branchiali arrivano al cuore senza presentare alcuno rigonfiamento di sorta, prolungandosi in tutto il loro cammino, come due tubi di eguale diametro, sia nella porzione prossimale che in quella distale del cuore. Parlando brevemente della topografia di esso, continuiamo la descrizione morfologica, riservandoci la descrizione istologica a parte. — E propriamente, esaminiamo una sezione trasversa al livello del mesocardio. In vicinanza dell' intestino, al disopra del quale il cuore si appoggia, esso forma una rientranza con le due porzioni laterali che pendono (mi riferisco sempre al ventricolo), il che è un fatto puramente meccanico, poichè appoggiandosi l'organo ripieno di liquido sull' intestino, avviene che nel punto di appoggio si forma una rientranza e le porzioni che pendono libere nel celoma diventano più grosse e rotonde. — Questa rientranza può essere più o meno profonda o arrivare anche alla parete dorsale, tanto da far credere al MILNE-EDWARDS all' esistenza separata di due ventricoli. — La

porzione sinistra del ventricolo, come si vede nella Fig. 49, è più piccola della destra, la quale, come ho detto, non dando nascita ad alcune vaso, forma come una specie di serbatoio, mentre l'altra parte trova la via d'uscita attraverso l'arteria cefalica, che è di calibro abbastanza grosso.

Il limite del ventricolo, lateralmente, è segnato rispettivamente da due valvole, come si vede in Fig. 49, le quali sono costrutte in maniera da rendere impossibile al sangue, che vi è entrato, di ritornare sui suoi passi.

Le valvole sono estroflessioni della parete del cuore le quali addimostrano l'istessa costituzione istologica che le pareti stesse. Negli stadi embrionali mi è stato impossibile seguire la formazione della valvole, le quali, peraltro, hanno dal punto di vista dell'origine un'importanza capitale, sia per se stesse, sia in riguardo all'origine degli atri. Alle valvole seguono le vene branchiali, tubulari, senza rigonfiamenti di sorta, che vanno fino alle branchie conservando le istesse dimensioni e calibro. — Naturalmente, l'immediata conseguenza di questa osservazione si comprende di leggieri, e cioè: gli atri nei Cefalopodi sono adattamenti posteriori e ontogeneticamente non provengono da nessun abbozzo speciale, ma rappresentano un rigonfiamento della porzione prossimale al ventricolo della vena branchiale. Se mi è permesso qui riportarmi a ciò che ho descritto per il calamaio, il quale non ha atri anche nell'adulto; e in *Sepiola* che, avendo un piccolo rigonfiamento, non presenta differenziazione istologica, ci troviamo in presenza di un fatto importante dal punto di vista filogenetico, che si ripete nell'ontogenia.

Non posso tralasciare un'osservazione, che mi è caduta spesso sott'occhio, in riguardo ad un accumulo mesenchimatoso, che ho sempre trovato alla fine del ventricolo, nel punto, cioè, ove posteriormente prenderanno origine le vene branchiali. Tale accumulo mesenchimatoso segna, in tutti i miei preparati di stadii giovani, quando mancano le valvole, il limite divisorio tra il ventricolo e le vene branchiali. — Forse non è difficile che tale accumulo, nella porzione distale del ventricolo, dia origine, ordinandosi negli stadii successivi, alle valvole.

Cerchiamo di renderci conto per mezzo di schemi della formazione del cuore mi Cefalopodi. Completando la Fig. 26 nella porzione intestinale terminale avrò proiettato in sezione sagittale lo schema J a pag. 633, il quale rappresenta nelle vicinanze del seno il mesocardio, ove si forma quell'insaccamento caratteristico, che diverrà cuore. Fin qui non mi sono spostato niente affatto dalla realtà. — Facciamo una sezione

trasversa di questo stadio in cui i sacchi celomatici siano pari ed avremo lo schema K a pag. 633 il quale, peraltro, corrisponde alla Fig. 29, in cui, però, non ancora il cuore si è differenziato con la sua cavità indipendente, ma comunica ancora col seno perintestinale. — Da questo stadio passiamo senza salti di sorta alla differenziazione della parete muscolare del cuore, il quale si individualizza in una cavità che comunica con le branchie; momento interessantissimo per la comprensione del rendersi il cuore su altra via sanguigna, e per la perdita, conseguentemente, di ogni rapporto col seno perintestinale, poichè lo strato muscolare si è riunito anche al disotto del mesocardio. Della comunicazione del seno perintestinale col cuore resta ancora traccia nell' adulto. Il MILNE-EDWARDS constatò, e il MARCEAU l'ha controllato, una circolazione propria del cuore, descrivendo vasi e capillari nella sua parete, cioè tra i diversi fasci di fibre muscolari. Queste circolazione come ho disegnato nella Fig. 26 (H) è in comunicazione col seno perintestinale (Si) ancora nell' adulto, la quale in questo stadio e fino all' adulto rimane, mentre il cuore, per la nascita del muscolare, si sarà emancipato dal seno. L'enigma, perciò, lo credo risoluto nel senso che esiste una circolazione propria del cuore, ma essa è venosa e rappresenta l'avanzo del seno primitivo, col quale è in comunicazione.

Il FAUSSEK, col BOBRETZKY, ritiene che il cuore provenga da due abbozzi separati, che soltanto posteriormente si saldano. — Però, soltanto la porzione posteriore della cavità dà origine al cuore, mentre le porzioni anteriori producono gli atri e le vene branchiali. Essi credono, ma con molta riserva, che il cuore nasca indipendente dal seno posteriore e dall' abbozzo delle arterie branchiali. Di più il FAUSSEK ritiene che gli abbozzi del cuore si originino perfettamente indipendenti dal pericardio, come un paio di canali che scorrono l'uno parallelo all' altro nel mesoderma.

In appresso, egli dice: „Sie (die Rohre) existieren schon, wenn das Pericard erst auftritt, und zwar weit davon entfernt. — Mithin kann hier von der Bildung des Herzens durch Einstülpung des Pericards keine Rede sein.“ Però il FAUSSEK ci dà tutt' altro che la prova convincente delle sue affermazioni, poichè, secondo me, nulla lo autorizza a tale conclusione. — Del resto, la migliore conferma sarebbe una figura che proiettasse la formazione del cuore, quando il pericardio non si è ancora originato, che invano si cerca nel lavoro del FAUSSEK.

Continuo con quello che dice l'Autore, il quale afferma che è

soltanto posteriormente che il celoma circonda il cuore nel punto, cioè, in cui il rene comunica col pericardio (Cölomblase). — Egli compara questo stadio, in cui il cuore è formato da due abbozzi indipendenti, col cuore di *Arca*.

Prima di tutto le figure del FAUSSEK sono tutt' altro che la dimostrazione per la sua tesi. Si dia uno sguardo alle figure della tab. 8 dalla 20 mm alla 28 mm e si vedrà come non concordino pienamente le verità proiettate nelle tavole dal FAUSSEK con quello che egli dice. — Io credo, poi, che sarebbe stato molto interessante descrivere il momento di accollamento tra il cuore e il pericardio, ciò che il FAUSSEK non ha fatto. In verità, il fatto che il cuore è dipendente del pericardio, non poteva essere meglio dimostrato dalla fig. 48, tab. 8 del lavoro del FAUSSEK, in cui si vede che la splancnopleura e le pareti del cuore sono rappresentate da una sola fila di cellule, il qual fatto parla esclusivamente in favore della derivazione della muscolatura del cuore dal pericardio. Il cuore, dunque, secondo l'Autore avrebbe origine come „ein Paar feine Rohre, die einander parallel hinten im Mesoderm verlaufen“. Io non ho mai trovato negli stadi giovani tali cavità, ma soltanto, sempre ed in ogni stadio, muscolatura del cuore e pericardio in un nesso strettissimo. Se il FAUSSEK non avesse fatto soltanto sezioni trasversa, delle quali, ad un esame non profondo, come rappresenta la Fig. 24 preso da uno stadio molto giovane, si può ricavare la convinzione della formazione del cuore da due abbozzi distinti che posteriormente si saldano, sarebbe venuto a conclusioni ben differenti. Un taglio sagittale, come nella Fig. 26, avrebbe tolto ogni dubbio e mostrato luminosamente che il cuore, anche nei Cefalopodi, proviene per l'istesso processo come negli altri Molluschi, come un' inflessione, cioè, del seno perintestinale nel celoma, dal quale origina la sua muscolatura, la cui derivazione è, secondo me, e come dimostrerò fra breve, la migliore riprova dell' intima connessione del cuore col pericardio ed è la migliore risposta ai sostenitori dell' origine del cuore indipendente dal pericardio.

Descritto il primo originarsi del cuore, passiamo a vedere come nel seno primitivo, attorniato dalle pareti celomatiche, si sviluppi a poco a poco la parete muscolare del cuore nell' adulto.

Il celoma, come si è visto precedentemente, ha un aspetto epiteliale a cellule alte, unistratificato, che ben presto, per ripetuta divisione nucleare e accrescimento della sostanza protoplasmatica indifferenziata, diventa un ammasso di nuclei senza ordine, posti l'uno

sull' altro. — La Fig. 33 rappresenta questo stadio molto interessante per seguire la origine della muscolatura.

Questi nuclei sono tutti della stessa forma, grandezza e aspetto, e derivano dall' unico strato epiteliale del celoma. Tale formazione si osserva in tutti gli stadii fino alla differenziazione del seno branchiale in cuore branchiale, cioè fino a quando comincia la vera e propria differenziazione organica.

Ora succede che si separa dall' accumulo uno strato esterno di nuclei che diventa lo strato celomatico, schiacciandosi a mano a mano in direzione trasversale, come si osserva nella Fig. 30 *c*, in cui però essi non sono ancora quei nuclei caratteristici che si osservano posteriormente. I nuclei interni però sono rimasti, conservando la loro posizione e direzione primitiva. La Fig. 30 *IIIh* rappresenta sezioni trasverse, in cui sono proiettati questi rapporti. Avviene la prima differenziazione del protoplasma omogeneo in questo punto, in cui erano posti i nuclei embrionali. Nella Fig. 25 si vede l'apparizione delle prime fibrille muscolari, le quali nascono tra nucleo e nucleo. Peccato che non ho potuto seguire il loro aggruppamento e il loro unirsi ai relativi nuclei, insomma l'evoluzione di dette fibrille in fibre muscolari striate, come si osservano nel cuore della seppia adulta. Per studiare questi rapporti si abbisogna di materiale che io non ho avuto a mia disposizione.

Avuto origine nel plasma indifferenziato l'apparizione delle prime fibrille muscolari, vediamo se è possibile seguire le evoluzioni della muscolatura.

Mentre nelle condizioni embrionali non era possibile distinguere che un solo strato, che poi diventava un accumulo di nuclei con plasma indifferenziato e susseguentemente delle semplici fibrille apparivano tra i nuclei, poste senza connessione, nè con i nuclei, nè con le altre fibrille: in uno stadio più adulto, invece, come rappresenta la Fig. 31, gli strati del cuore sono bell' e formati e da adesso vediamo come essi si comportino.

Nella Fig. 31, si osserva uno strato esterno, l'epicardio, che appartiene all' epitelio del celoma (*C*), ad esso accollato lo strato del mesocardio (*M_c*) ed internamente osserviamo, non continuamente, ma saltuariamente qua e là, attaccato alla parete del cuore (mesocardio) una formazione che gli Autori chiamano endotelio (*M*). Avviene che il cosiddetto endotelio che in certi tagli è evidente, in certi altri non si presenta affatto. — Da queste prime osservazioni risulta evidente che non esiste uno strato continuo come MARCEAU opina, ma

formazione saltuarie. La Fig. 31 è fatta a bell' a posta per mostrare il caso estremo coi tre strati. Ho mostrato, precedentemente, come embrionalmente non vi fosse che un accumulo di nuclei nel protoplasma comune: saranno posteriormente questi nuclei, naturalmente, che formeranno gli strati del cuore. E prima di tutto è assodato che nel cuore oltre ai nuclei muscolari si differenziano ancora cellule di connettivo, che servono, diciamo così, a cementare le fibre muscolari tra di loro, che hanno, però, la istessa origine delle altre. Dunque, nel cuore non vi sono che due specie di cellule: muscolari e connettivali che ne formano il mesocardio. Cerchiamo di penetrare ora che cosa è il sopradetto endotelio. Il MARCEAU, nel suo recente lavoro dice: „Mes recherches me conduisent à admettre si non le contraire de cette opinion [inesistenza di endotelio nel cuore degli invertebrati], du moins qu'à la surface de ces formations sont des cellules disposées en couche continue ou non et qu'en tiennent lieu.“ Con questo periodo accordano le mie precedenti osservazioni, se non che a me pare che il MARCEAU confonda il concetto di membrana di LEYDIG con quello di endotelio. L'endotelio, secondo me, ha una derivazione embriologica propria, riveste continuamente la parete, ha un ordinamento epiteliale caratteristico, infine. — Invece la membrana di LEYDIG non ha affatto di questi caratteri: essa non rappresenta uno strato continuo, ma una formazione saltuaria che è un carattere che la discosta dal concetto di una formazione propria. Si nota subito, da questo carattere solamente, che essa è la continuazione di un altro tessuto, alla presenza del quale è legata.

E poi, perchè si devono commettere errori, quando si però ottenere una prova chimica? Il MARCEAU ha dimenticato, o non ha provato, che con le prove del VAN GIESON il suo cosiddetto endotelio si colora come il connettivo e che io sappia, sarebbe curioso un endotelio connettivale, che anche quando abbia un ordinamento epiteliale nell' interno della parete del cuore, sarebbe sempre un pseudoepitelio.

La mancanza di queste prove ha condotto il MARCEAU alla conclusione che: „Je considère cette mince couche [membrana di LEYDIG = endotelio secondo MARCEAU] cellulaire périphérique des travées [muscoli] comme un endothélium cardiaque sans vouloir affirmer qu'il forme une membrane continue comme chez les Vertébrés.“ Perchè l'Autore è venuto a tale risoluzione non sono arrivato a comprendere. — Ma la chiusa del ragionamento del MARCEAU è

davvero edificante: „J'ajouterai pour corroborer mon opinion qu'il serait bien singulier que le coeur soit dépourvu d'endothélium alors que les vaisseaux en sont pourvus et que chez les Céphalopodes les coeurs branchiaux en ont également.“ — Come si vede egli afferma due cose, diciamo così, inesatte: 1) che i vasi dei Cefalopodi siano rivestiti di endotelio, questa è la prova che non ha osservato la costituzione di un vaso, 2) stabilisce una certa omologia tra i cuori branchiali e il cuore arterioso, sulla quale opinione non mi fermo, poichè mi sembra inutile.

Dunque, in primo luogo endotelio e membrana di LEYDIG non sono da confondersi sotto lo stesso concetto, poichè questa, secondo si esprime il BERGH, altro non è se non: „eine verdickte Bindegewebsmembran; sie verdankt wohl jedenfalls den Bindegewebszellen ihren Ursprung“, difatti, come nei miei preparati si osserva, essa non è altro, quando esiste, che tessuto connettivo che sporge nel lume del cuore, senza mai, nei Cefalopodi, formare una membrana continua. Questo è confermato dall'ontogenia, la quale, come ho detto innanzi, mostra che da una sola specie di nuclei embrionali si differenziano nuclei muscolari e connettivali. Donde deriva la formazione di tale membrana di LEYDIG per gli uni o dell'endotelio per gli altri? Esiste veramente una membrana? Il MARCEAU non ha visto uno strato continuo tale, che possa essere considerato come una membrana, ma una formazione che ora si trova, ora non esiste affatto. Osservazioni queste che io posso completamente constatare, come ho detto innanzi. — Dobbiamo supporre, quindi, che queste formazioni descritte come endotelio altro non siano che lembi di tessuto che nei tagli sporgono nel lume del cuore. — Dunque, non vi è alcun dubbio che tale formazione continua, ben definita, formante un terzo strato nel cuore, non esiste; e soltanto, esagerando il valore, e unendo idealmente quei lembi isolati di tessuto, si è venuto a parlare di endotelio. Le mie osservazioni, perciò, sono pienamente d'accordo con le vedute del LANG, il quale dice testualmente nella tesi 16; „Unsere Hämocöltheorie hat somit für ein eigenes und echtes, der Gefäßmuscularis innen anliegendes Gefäßepithel (Endothel) keinen rechten Platz. Wenn endothelartige Bildungen vorkommen, so handelt es sich um ein meist discontinuirliches Pseudoepithel, dessen Ursprung noch ganz dunkel ist. — Vielleicht stellt es als primäres Mesenchym einen Rest des ursprünglichen parenchymatösen Füllgewebes dar, vielleicht ist es sekundäres Mesenchym.“

Per rispondere alla domanda: come hanno origine tali lembi

che sono di tessuto connettivo, come la Fig. 31 mostra, bisogna che diamo uno sguardo sommario ai lavori nell' istologia delle fibre muscolari dei Molluschi. — Nelle fibre muscolari dei Molluschi il MARCEAU ammette l'esistenza di un sarcolemma: infatti egli dice a p. 531: „... on peut affirmer qu'il existe au moins une sorte de pellicule différenciée très mince à la surface de l'écorce contractile (Anodonte, Pholade etc. etc.). — Cette pellicule prend plus fortement l'éosine que la masse de sarcoplasma et se colore en vert foncé ainsi que le protoplasma des cellules conjonctives intrafasciculaires par la triple coloration à l'hématoxylin ferrique, méthyl-éosine, vert-lumière. — Chez les Céphalopodes et surtout l'Hyale à trois dents, il s'agit d'un sarcolemme absolument comparable à celui des fibres cardiaques des Vertébrés supérieurs. — Il se présente en effet, par la triple coloration précédemment indiquée, sous la forme d'arceaux élégants insérés au niveau des disques minces périphériques de la fibre (tab. 21, fig. 39 e tab. 26, fig. 14).“ In primo luogo esiste un sarcolemma attorno alla fibra, dunque.

Le osservazioni dello SPILLMANN mi sembrano più interessanti. — Egli dice a p. 22 sull' istologia del cuore dei Diotocardi „... dass wir an den Muskelfasern ringsherum Kerne eingebettet finden, die sich von den Muskelkernen wesentlich unterscheiden. Sie haben rundliche Form, sind bedeutend kleiner als die Muskelkerne und behalten ihre tief schwarzglänzende Hämatoxylinfärbung noch bei, wenn die ovalen Muskelkerne und die Blutkörperchen längst hell geworden sind...“ E dopo aver polemizzato con HALLER sulla natura di tali nuclei, conchiude: „HALLER irrt sich, es sind keine Muskelkerne, sondern Bindegewebskerne.“

Di più il THEILER a p. 131 del suo lavoro sull' istologia del cuore di *Arca noae* dice: „Bei starker Vergrößerung kann man nun erkennen, dass wir es hier mit typischen glatten Muskelzellen zu tun haben, und dass ausserdem noch Bindegewebe vorhanden ist, das offenbar dazu dient, die einzelnen Muskelzellen zusammenzuhalten.“ In secondo luogo, esiste, oltre al sarcolemma, un tessuto connettivo, cioè, che riveste le fibre muscolari: questi sono rapporti istologici che da soli valgono a spiegare l'esistenza della membrana di LEYDIG o del voluto endotelio.

Ora, quando noi facciamo un taglio attraverso il cuore, in una sezione abbiamo che può essere tagliato la fibra col suo sarcolemma o con l'involucro di tessuto connettivo, oppure può accadere che il taglio tocchi la fibra inferiore, in parte soltanto, e la parte inferiore

della fibra susseguente di modo da dare alla fibra inferiore il connettivo cementante le due fibre o il sarcolemma che pende nel lume del cuore. S'intende poi di leggieri che quando noi diciamo tagliato in una certa direzione, non si deve intendere questa espressione avente un valore assolutamente matematico. — Di più si aggiunga la perfetta simiglianza del nuclei della membrana di LEYDIG con quelli di connettivo e si comprenderà facilmente, come, effettivamente, anche la cosiddetta membrana di LEYDIG non esiste come formazione a sè nei Cefalopodi e non altro rappresenta che il tessuto connettivale, che cementa le fibre del cuore il quale sporge nella cavità di questo per il modo come vengono fatti i tagli.

13. Origine dell' arteria cefalica.

Dalla porzione sinistra del cuore (guardando l'animale dalla porzione posteriore), dorsalmente, ha origine un' estroflessione, la quale, piegandosi ad arco, sempre restando per tutta l'estensione dell' arco nel celoma, si adagia sull' intestino mediano, ponendosi poi a ridosso di questo e continuandosi in linea retta fino alla testa.

Nella Fig. 32 si vede chiaramente originarsi l'aorta cefalica dal cuore e si prosegue in tutta la sua estensione a ridosso dell' intestino.

La porzione che io chiamo l'arco aortico, sbocca in un' altra porzione che non ha nulla a che fare con la precedente e che proviene, si scava forse, dal mesenchima che resta addossato nella porzione dorsale dell' intestino, al disotto della glandola della conchiglia, nel seno posteriore. — La Fig. 28 (ac) rappresenta un taglio trasverso di un embrione giovane nella porzione in cui comincia la parte mesenchimatosa dell' aorta, che va dallo sbocco dell' arco aortico fino alla testa.

Cosicchè, nell' aorta cefalica distinguo due porzioni: 1) una derivante dal celoma con l'istesso processo di come è derivato il muscolare del cuore: 2) una porzione mesenchimatosa, formata forse per un processo di schizocelia.

L'arco aortico che, come ho detto sopra, non rappresenta altro che una estroflessione del cuore, è da questo diviso per mezzo di una valvola la quale impedisce al sangue di refluire nel ventricolo di bel nuovo.

Come si vede nella Fig. 27, le fibre muscolari vanno dalla parete del cuore nelle pareti dell' aorta al di là della valvola e in essa stessa.

L'arco aortico ha l'istessa formazione istologica del cuore, non vi ho mai trovato traccia di endotelio.

La porzione mesenchimatosa ha una derivazione e un'evoluzione differente dall'arco aortico.

La Fig. 22 mostra uno stadio adulto, in cui soltanto la porzione interna si è sviluppata in muscolatura, mentre esternamente, attorno attorno, vi restano una quantità di cellule mesenchimatoze, le quali a poco a poco, seguendo una linea dall'interno all'esterno, si trasformano in muscolatura e quindi, con la crescita dell'individuo, essa diventa sempre più forte pei bisogni dell'organismo.

Dunque, mentre nell'arco aortico avevamo uno strato esterno pericardico ed uno muscolare da quest'ultimo derivante; nella porzione mesenchimatosa dell'aorta cefalica, troviamo solo uno strato muscolare spesso, senza epitelio esterno pericardico e senza alcuna traccia del voluto endotelio.

14. Arteria genitale.

Frequentemente nelle descrizioni precedenti ho sempre ricordato il cammino dell'arteria genitale. Ho sempre parlato anche di un'estroflexione mesenchimatosa che prendeva posto tra le due cavità branchiali, senza finora aver parlato del suo destino. Questa estroflexione si scava andando verso la porzione cefalica dell'embrione e si mette in comunicazione con un bulbo che nasce tra i due mesenterii dei sacchi celomatici. Il bulbo poi, a sua volta, si mette in comunicazione col cuore. La Fig. 21 (*ag*) mostra la topografia dell'arteria genitale.

Nella Fig. 18 (*ag*) si vede, al disopra del cuore, il bulbo, che in esso si apre, e forma il principio dell'arteria genitale.

Come si deduce dalla descrizione l'arteria genitale ha un'origine doppia, come la cefalica: la sua porzione prossimale è celomatica ed è rappresentata dal bulbo; mentre la porzione distale è di origine mesenchimatosa.

La Fig. 19, che rappresenta un taglio trasverso del bulbo, dimostra un importantissimo stadio in cui non si è ancora sistematizzata la sua parete muscolare, la quale ha l'istessa origine, come nel cuore.

15. Filogenia del sistema arterioso nei Molluschi.

Per rendere il più chiaramente possibile queste mie brevi considerazioni morfologiche, mi servirò di schemi i quali trovano sempre le corrispondenti figure nelle tavole annesse al lavoro.

Schematizzando la Fig. 26. avremo proiettato uno schema qui sotto raffigurato J, il quale rappresenta le condizioni dell'embrione di seppia nei primordi del suo sviluppo. Andando verso l'intestino, incontriamo prima le due vescicole celomatiche, di cui ho precedentemente dimostrato l'origine doppia e la sua fusione in una

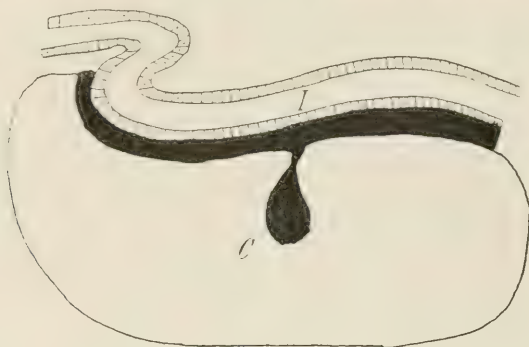


Fig. J.
Formazione del cuore.

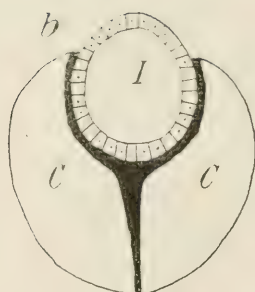


Fig. K.
Formazione del cuore.

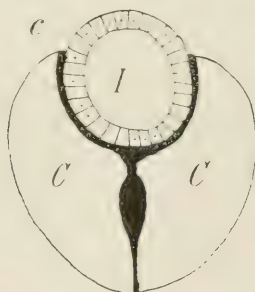


Fig. L.
Formazione del cuore.

formazione impari, al disotto delle quali, a contatto colla splanco-pleura, scorre un seno sanguigno che bagna attorno attorno l'intestino. Si tenga bene a mente la condizione del celoma in due vescicole separate, poichè è di grande momento per la formazione del cuore. — Ho rappresentato in uno schema K, fatto passare nella regione corrispondente dell'embrione, in proiezione traversa, tale condizione. Come si vede esso è perfettamente eguale allo schema di un Anellide, sol che si pensi che è restato pervio la porzione ventrale del celoma, soltanto.

Questo stadio deve essere appena accennato nell'ontogenesi, quasi fuggevolmente, poichè deve dar luogo subito ad un altro stadio interessantissimo per noi, rappresentato in Fig. L il quale esiste nell'ontogenesi, come si rileva dalle figure delle tavole.

La condizione rappresentata dallo schema L è data dall'afflusso del sangue, il quale trova nello spazio libero, compreso tra le due vescicole celomatiche, l'unica via di uscita. In questo periodo succede che le contrazioni dell'intestino spingono il sangue in maggiore quantità di quella che effettivamente è la portata dello spazio tra i due mesenterici, quindi si forma un rigonfiamento il quale è unicamente determinato dalla pressione esercitata dal sangue. Il quale non può essere completamente asportato, nè può essere rimesso nella circolazione del seno perintestinale, perchè questo ne respinge una quantità, vigorosamente, con un grande impulso iniziale, avvantaggiato dalla posizione in cui si trova, io alludo s'intende alla orientazione fisiologica, maggiore di quello di reflu.

Si comprende di leggieri la formazione di questo seno primitivo, nel quale, diciamo così, ristagua il sangue, aspettando che lo spazio superiore, mesenteriale, lo trasporti all'abbozzo della glandola genitale o per meglio dire nel seno posteriore. È facile ancora intuire come avvenga la formazione di un mesocardio, se si pensa che se l'elasticità del tessuto del celoma permette la formazione di quella lacuna, che ho sopra descritto, nella sua porzione mediana, le pareti delle vescicole celomatiche, per conseguenza, tenderanno ad avvicinarsi nella porzione prossimale all'intestino.

In questo periodo ha origine dall'epitelio del celoma, come ho dimostrato innanzi, la muscolatura del cuore; la lacuna primitiva si è trasformata adesso in un organo contrattile, il celoma diventa un'unica cavità, così abbiamo la differenziazione della via sanguigna arteriosa, la quale si è resa indipendente dal seno perintestinale. Questo è lo stadio in cui nei Molluschi si sistematizzano le vie sanguigne.

In questa guisa, come è rappresentato nella Fig. M, viene a formarsi il cuore, come una cavità chiusa, per la nascita del muscolare e per il restringersi dei mesenterici nella porzione prossimale all'intestino.

In questo stadio si rintracciano resti della primitiva comunicazione del seno perintestinale con la lacuna, che si forma dal celoma, nei piccoli vasi o capillari, che si trovano tra il muscolare nell'adulto ancora e che nell'embrione sono tuttora in comunicazione

col seno perintestinale, portando sangue venoso, come mostra la Fig. 26.

Dunque, riassumendo, il cuore si forma dal seno perintestinale, che riversa il sangue tra le pareti del celoma.

Nei Cefalopodi si ha la formazione di un sol mesocardio che corrisponde al ventrale dei Chitonidi.

Per ciò che riguarda l'atrio, credo che nei Molluschi abbiamo a che fare con due formazioni differenti, e cioè con una perfettamente morfologica (Lamellibranchiati) e con l'altra che è un puro e semplice adattamento (Cefalopodi).

Ho dimostrato più sopra come gli atri nell'embrione di seppia non esistano, come anche nella ontogenia essi si formino molto tardi, e che nello stato adulto altro non siano che adattamenti, semplici rigonfiamenti, cioè, della porzione prossimale al cuore della vena branchiale.

La formazione delle vene branchiali, credo si possa schizzare in poche parole. Nello schema M e nelle Fig. 49 e 64 si vede il celoma

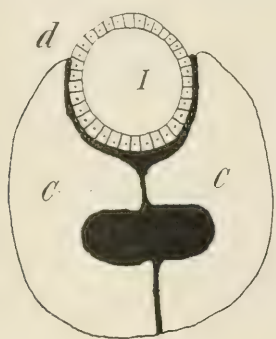


Fig. M.

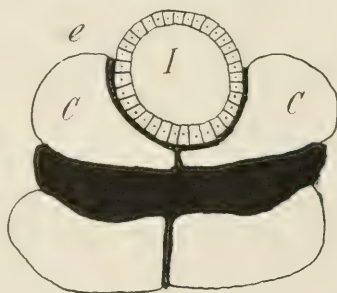


Fig. N.

Formazione del cuore.

I intestino. *C* celoma; in nero è segnata la via sanguigna.

appoggiarsi alla cavità del seno branchiale embrionale, il quale col sopravvenire delle formazioni delle vene cave e quindi colla regolarizzazione delle correnti sanguigne, diviene ipertrofico, poichè chiuso da tutte le parti. — In questo momento anche il cuore si è formato a maniera di grande rigonfiamento, il quale si allarga sempre, portandosi verso le pareti esterne del celoma, verso la splancopleura, cioè. — È in questa posizione e in queste condizioni fisiologiche che il sangue trova il locus minoris resistentiae nella

porzione del seno branchiale, che si appoggia al celoma, per cui avviene lo sbocco nel primo, formandovi al limite le valvole, che segnano il confine tra il ventricolo e le vene branchiali. Dunque, nei Cefalopodi, non abbiamo la formazione di veri atri, come credo avvenga nella maggior parte dei Molluschi, ad eccezione dei Lamellibranchi, in cui nelle forme ricercate, si sa che essi si originano, dove le due vescicole celomatiche, la dorsale e la ventrale, si toccano, ove presentano un insaccamento, il quale mano mano si sprofonda verso la porzione del cuore e finalmente si apre in esso, il quale quindi è divenuto un atrio. Queste ricerche, accurate sulla *Cyclas*, mostrano splendidamente ciò che sopra ho detto, in cui si vede chiaramente che abbiamo a che fare con l'omologo del vaso dei dissepimenti degli Anellidi, mentre, nella formazione dei Cefalopodi, gli atri non sono che un posteriore differenziamento della vena branchiale.

Nei Prosobranchi dal cuore si origina una sola radice, la quale si divide in due rami. — Qui ci troviamo in presenza anche di due porzione, di una celomatica prossimale al cuore e di un' altra distale la quale è doppia e di origine mesenchimatoso.

Per la porzione prossimale, l'unica radice, cioè, l'omologazione con la corrispondente dei Cefalopodi è evidente; per le porzioni distali è difficile pronunziarsi in riguardo alle omologie, poichè vi mancano lavori embriologici, che ne permettano di stabilirne. Nè parla contro le omologie la connessione dell'arteria viscerale colla genitale, poichè ciò deriva da un fatto cenogenetico: dall'intima connessione della glandola genitale coi visceri cioè; nè la posizione dell'arteria genitale, posteriore, poichè in tutti i Gasteropodi il corpo è soggetto a vari fenomeni di torsione, di cui la causa ci è ancora ignota.

Nei Pulmonati, mutatis mutandis, i rapporti sono identici; così negli Opistobranchi e negli Aplisidi, in cui la crista aorta è senza dubbio l'omologa della porzione celomatica dell'arteria genitale dei Cefalopodi — e quindi del vaso dorsale degli Anellidi.

Nei Lamellibranchi si rinvencono due aorte le quali nascono, come pare, rispettivamente tra i mesenterî dorsali e ventrali. Si descrive che l'arteria anteriore, che si origina tra i mesenterî dorsali, dà un ramo viscerale, che porta sangue alla glandola genitale, per cui questo vaso è omologo certamente al corrispondente dei Cefalopodi; mentre l'aorta posteriore, nata tra i mesenterî ventrali e che sarebbe più opportuno, secondo me, chiamarla subintestinale, tenendo conto del luogo ove scorre e per non ingenerare confusioni con

l'arteria dell' istesso nome delle altre classi, forma le arterie del mantello. — Qui è difficile e sarebbe molto arrischiato, pensare, nelle condizioni attuali della Scienza, ad omologazioni che forse sarà difficile stabilirne di esatte, se non impossibile, poichè a me sembra che sia una formazione a sè. che non trova riscontro nelle altre classi dei Molluschi, poichè soltanto nei Lamellibranchi si trova la formazione dei mesenterî ventrali.

Poche parole sull' arteria cefalica dei Cefalopodi, la quale non ha omologie, non ha corrispondenti formazioni nei Molluschi.

Essa è particolare ai Cefalopodi e si trova anche nel *Nautilus*, ove, come si esprime, nella sua breve descrizione, il WILLEY, essa nasce „as a large truncus arteriosus from the left dorso-posterior region of the heart and leaves the pericardium through the left pericardio-visceral fontanelle“.

L'arteria cefalica nei Cefalopodi, benchè abbia l'istesso nome che negli altri Molluschi, nasce a sè e per sè direttamente dal cuore, mentre in questi ultimi essa si origina come una diramazione del tronco primitivamente omologo a quello genitale dei Cefalopodi.

I risultati delle mie osservazioni mostrano chiaramente che nell' embrione di seppia si abbozzano soltanto due arterie: la cefalica e la genitale.

In ognuna di esse si deve distinguere una porzione celomatica ed un' altra extracelomatica, mesenchimatosà, cioè.

Seguendo l'origine del sistema arterioso nell' embrione di seppia, mi pare di aver dimostrato sufficientemente che l'arteria cefalica deriva, nella sua porzione prossimale al cuore, da un' estroflessione di esso, e quindi, secondo me, non resta dubbio alcuno che detta porzione prossimale, altro non è se non parte del cuore stesso, che si mette in comunicazione colla parte mesenchimatosà dell' arteria cefalica. L'arteria genitale, invece, ha origine tra i due mesenterî, nella sua parte celomatica, s'intende. L'omologia di questa porzione dell' arteria genitale con il vaso dorsale degli Anellidi è chiara, poichè questo, come quella, ha origine tra i mesenterî ed occupano tutt' e due l'istessa posizione. — Tenuto conto della posizione morfologica del corpo dei Cefalopodo, infatti, la glandola genitale e tutto il complesso che effettivamente è ventrale, verrebbe ad essere dorsale e quindi gli organi si troverebbero disposti come nei Solenogastri e, perciò, come negli Anellidi. — In altri termini, l'arteria genitale che nella posizione fisiologia è ventrale e va dall' avanti all' indietro.

nella posizione morfologica sarebbe dorsale e andrebbe dall' indietro all' avanti e il sangue perciò avrebbe l' istessa direzione che nel vaso dorsale degli Anellidi.

Nelle diverse famiglie dei Cefalopodi bisogna intraprendere sistematicamente e morfologicamente lo studio dei vasi, poichè poche cognizioni precise abbiamo e non è possibile pronunziarsi sulle omologie, quindi.

Nelle altre classi dei Molluschi vediamo, come si comporta il sistema vasale e quali conseguenze possiamo inferirne.

L'arteria cefalica, come si suol chiamarla, dei Chitonodi, sostituita dal seno degli Aplacofori, dà nel suo percorso, come si dice, un ramo alla glandola genitale.

Quest'arteria nasce tra i due mesenterî e prosegue anteriormente fino alla testa. — Anche qui distinguiamo una porzione celomatica e una mesenchimatosà. La porzione celomatica è senza dubbio l' omologa della corrispondente porzione dell' arteria genitale dei Cefalopodi; per la porzione extracelomatica, io inclino a credere che sia anche omologa alla corrispondente dei Cefalopodi, ed è palingenetica, poichè nell' embrione la glandola genitale dev'essere pur servita da qualche mezzo di scambio, al contrario della testa che possiede organi embrionali ad hoc; mentre il ramo che va alla testa si sarà originato posteriormente colla riduzione degli organi cefalici larvali.

Oramai con la nuova letteratura embriologica non cade più dubbio sulla formazione unitaria del pericardio e del cuore, sia che avvenga come in *Paludina*, prima la formazione del celoma e poi da esso, come si esprime il TÖNNIGES: „Die Wand des Pericards ist sehr dünn geworden, so dass stellenweise das Plasma mancher Zellen weit ausgezogen erscheint. Sie geht auf beiden Seiten kontinuierlich in den Herzschlauch über, was ebenfalls für die Entstehung desselben aus dem Pericard spricht“; sia che avvenga come in *Limax maximus* che prima si differenzia il cuore e da questo il pericardio; sia finalmente come in *Cyclas* o *Dreissensia*.

Disgraziatamente, l' embriologia degli Scafopodi e degli Anfineuri non è fatta in maniera soddisfacente da permettermi su di essi conclusioni, ma per quanto dice l' anatomia dell' adulto, essi si trovano in condizioni certamente non primitive, ma d' involuzione. La condizione primitiva è certamente per la filogenia quella posseduta dai Lamellibranchiati e dai Rhipidoglossi, in cui il seno perintestinale si è trasformato nell' organo contrattile. La condizione delle altre classi

rappresenta una condizione di riduzione, poichè una porzione del celoma, o la dorsale o la ventrale, è andata perduta nella filogenesi, forse per la posizione degli organi adiacenti.

16. Considerazioni sul rene dei Molluschi.

È noto, ed io non vi spenderò nessuna parola per non portare vasi a Samo, che il rene del Veliger si compara al rene cefalico della Trocofora e in ultimo al sistema acquifero dei Platodi. Su tali considerazioni sono oramai d'accordo tutti i Morfologi.

Difficoltà nelle omologazioni presenta il rene primitivo (Urniere) degli Opistobranchi, il quale ha perduto tutti i caratteri del corrispondente dei Prosobranchi; e cioè: comunicazione con l'esterno e il tipico ciuffo di ciglia vibratili.

Il rene primitivo negli Opistobranchi è ridotto ad una sola cellula, che, molto giustamente, il MAZZARELLI omologa alla cellula gigante, che il MEISENHEIMER descrisse nei Basommatofori.

Il MAZZARELLI, istesso, in un suo ultimo lavoro, descrive una formazione che si trova in alcuni Opistobranchi, come *Gastropteron*, *Corambe* etc., e la omologa in ultimo ad un rene secondario.

Esaminiamo un poco da vicino tale voluto rene secondario. — Esso, come ricavo della descrizione del MAZZARELLI, si trova posto al disotto del pericardio, all' entrata della cavità palleale al disopra dell' ano, a sinistra o a destra, a seconda degli animali, e sbocca all' esterno con un condottino escretore. — La struttura dell' organo in questione si presenta secondo due tipi: 1) „come un organo sacciforme, lateralmente compresso, massiccio, senza cavità propria, costituito di numerose e grosse cellule, piriformi, disposte radialmente a ventaglio, le quali col loro stretto collo sboccano in un condottino escretore, talora assai corto.“ — „Ciascuna cellula alla sua periferia o meglio nel fondo della sua parte rigonfiata, presenta un fitto strato di protoplasma assai compatto e che appare finemente granuloso.“ „Entro i vacuoli sul vivo si osservano numerose goccioline giallastre o giallo-cromo, secondo i casi, o gocce anche di grossezza considerevole: ma nelle preparazioni permanenti, di solito, se ne scorgono assai poche e talora sembrano mancare addirittura, forse perchè la maggior parte di esse sono solubili in acqua, ovvero perchè sono disciolte dall' azione dei vasi reagenti, acidi soprattutto, adoperati nelle diverse manipolazioni. — Non dimeno nei preparati di larve fissate col liquido di KLEINENBERG osmizzato o con la miscela di HERMANN tali gocce si osservano in maggiore abbondanza“ (p. 59).

Il secondo tipo invece è ridotto ad un' unica e grande cellula piriforme la quale ha l'identica struttura delle cellule del rene del primo tipo.

Dalla descrizione sopra riportata risulta a prima vista: 1) che l'organo in questione è massiccio; 2) che alcune sue parti componenti si comportano colle reazioni all'acido osmico come sostanze grasse o fosforiche; 3) la posizione dell'organo non è affatto una posizione di un rene embrionale. — Se l'omologia pretesa avesse un qualche fondamento di probabilità, sarebbe, secondo me, di grande momento, poichè vi sarebbero punti sicuri di appoggio per la comparazione coi Prosopighi.

Descriverò brevemente la struttura del voluto rene secondario, che corrisponde al punto nero del *Gastropteron* adulto, come altri Autori lo chiamano, in una larva di *Gastropteron* quasi lunga di due centimetri, che ebbi la fortuna di rintracciare nel plankton durante il mio soggiorno alla Stazione Zoologica di Napoli. Non è a credersi che io pretenda dare una descrizione esauriente dell'organo complicato, come si vede dalla Fig. 53, che annetto alle tavole, poichè con un solo esemplare e con tagli in una sola direzione ciò non è possibile.

Nella larva che io tagliai in sezioni frontali, il cosiddetto rene secondario si presenta come formato di due porzioni: una prossimale all'ano e che si adagia sull'intestino posteriore, circondata di pigmento, eccetto nella porzione che è a contatto con l'altra, la quale si adagia sulla parte posteriore dello stomaco. Come risulta dalla Fig. 53, la porzione prossimale all'ano consta internamente di un tessuto fibroso (*Kl*), il quale è spesso alle periferia (*Kle*) e nel mezzo lascia dei vacuoli limitati dalla sostanza fibrosa istessa. — Al lato esterno, nella sostanza fibrosa, appare una specie di cristallino (*cr*), il quale si pone nel punto, ove la porzione posteriore lascia in certo qual modo un'apertura, al limite sua con l'anteriore. La porzione posteriore è formata di uno strato esterno (*P*) con granuli di pigmento color terra di Siena, il quale lascia soltanto una porzione libera, come ho detto sopra, anteriormente. Internamente (*tap*) vi si rinvengono una quantità di corpi granulosi, nella natura dei quali non mi è possibile pronunziare.

Il MAZZARELLI ha descritto solo la porzione posteriore, la quale, forse, da sola, forma l'organo larvale. Senza dubbio l'organo che io ho fugacemente descritto risponde per la posizione e per la struttura al rene secondario del MAZZARELLI. Può tale organo veramente, anche lontanamente, dare l'idea di un rene? A me pare di no. —

Specialmente dopo le ricerche del CHUX sugli organi luminosi dei Cefalopodi abissali, l'idea è completamente da scartarsi. Le parti dell'organo, che io ho precedentemente, sommariamente descritto, sono, infatti, omologabili a quelle di un tipico organo luminoso di un Cefalopodo, in cui la porzione prossimale all'ano sarebbe il corpo luminoso e quella posteriore il cosiddetto tappeto col pigmento, avente una funzione di assorbimento.

Nella vita larvale dei Gasteropodi, che non sappiamo ove trascorra, ma probabilmente è abissale, quest'organo dev'essere di grande aiuto all'individuo, come è nelle forme abissali adulte finora ricercate.

Scompaia, si riduca, o persista nell'adulto; è cosa per noi di lieve momento, poichè nei due primi casi si ascriverà senza dubbio al cambiamento nella condizioni di vita.

Io propongo in onore dell'Autore, che lo scoprì, di dare a quest'organo il nome di organo di LACAZE-DUTHIERS.

Il rene primitivo dei Lamellibranchiati presenta anche difficoltà per l'omologazione col sistema acquifero dei Platodi.

Una breve dilucidazione, servendomi del lavoro di STAFFAUCHER, sarà opportuna per le conclusioni, cui arriverò.

Vi sono due cellule grosse poste l'una contro l'altra: quella rivolta dal lato interno è provvisto di un ciglio con un collaretto che la fa sembrare un coanocito e di un grosso nucleo. Il ciglio pesca nel lume di una cellula che si trova nel corpo, nel quale emette prolungamenti ameboidi. — La seconda cellula a ridosso della prima antecedentemente descritta, comunica con essa, ha ridotto il suo nucleo e si continua in un'altra cellula per mezzo della quale l'organo embrionale comunica con l'esterno.

Questo rene io l'omologo ai reni a solenociti che si trovano nei Policheti e nell'Amfioxus. — Consideriamo brevemente un rene a solenocito com'è descritto dal BOVERI e dal GOODRICH. — Quest'ultimo lo descrive nei Policheti nella seguente maniera: „Each of these peculiar cells consist of a little rounded mass of finely granular colourless protoplasma, in which is placed the round nucleus, supported at the free end of a long conical tube. As in the case of *Nephthys*, so in *Glycera*, the nuclei of the tube-bearing (solenociti) cells have the property of staining very deeply and rapidly. The tube itself is formed of a thin layer of cuticular substance:... — A long flagellum attached to the cell at the apex of the tube works rapidly within the latter; reaching into the underlying

nephridial-cavity" (p. 442). — In altri termini un rene a solenocito risulta, come anche dalla descrizione del BOVERI e del GOODRICH stesso sull' *Amfioxus*, di un canale collettore che porta l'escreto all'esterno e di tante cellule, come coanociti, che si elevano sul canale, le quali sono fornite di un collaretto, internamente al quale sporge libero un flagello ondulante. — Dette cellule si appoggiano con la loro parete prossimale sul celoma senza comunicarvi.

Nel rene di *Cyclas* descritto dallo STAUFFACHER io considero la cellule I e II come due solenociti, i quali si sono divaricate in un medesimo piano, mentre primitivamente si elevavano sulle cellule III e IV che formavano il canale escretore. Però la cellula II ha perduto ben presto il flagello del quale era fornito col relativo collaretto, per la funzione non più esistente. — Dunque il rene embrionale di *Cyclas* è omologo ad un rene a solenociti. È rimarchevole, poi, il fatto che ai colori si comporta come nei Policheti e nell' *Amfioxus*. Io considero i reni a solenociti come una modificazione del sistema acquifero dei Platodi — uno stadio di evoluzione, cioè.

Riassumendo, dalle mie ricerche risulta che il rene nell'embrione di seppia è composto di due porzioni: del rene propriamente e del condotto renale che porta gli escreti all'esterno, che molto probabilmente si abbozzano come due formazioni indipendenti l'una dall'altra. — Peraltro, è molto interessante che il rene si unisce al celoma nel punto di sbocco del celomodotto all'esterno, in un periodo posteriore, mentre nei primi stadi lo sbocco del rene all'esterno e del celoma sono due formazioni differenti. Perciò ho parlato di uno stadio nautiloide dell'embrione di seppia, che mi sembra di grande momento, sia per la filogenia dei Cefalopodi, sia per le questioni riguardanti il rene, sia per poter in appresso permettere una filogenia del sistema renale nei Molluschi che io mi auguro poter portare a compimento per mezzo di ricerche embriologiche comparative.

Ciò che con molta probabilità si può concludere, dai fatti e dalle considerazioni suesposte, si è che il *Nautilus* non è che una forma neoténica.

Risulta ancora evidente dalle mie ricerche, quanto infondate siano le idee del FAUSSEK sul celoma che egli lo ritiene come avente funzione renale. Le mie osservazioni sono diametralmente opposte a quelle del FAUSSEK, il quale parla di una Cölomblase.

Per la Gonocöltheorie parla la posizione della glandola genitale, le sue migrazioni e l'esistenza del celomodotto.

Io sono dell'opinione di MAYER, BERGH e LANG sul valore

dell' abbozzo precoce della glandola genitale. per cui rimando il lettore al sunto chiaro che il LANG ha scritto su questo argomento, come rimando il lettore alle pagine critiche del LANG stesso sulla Nephrocöltheorie, la lucidezza della quali io non potrei raggiungere in alcuna maniera.

Si aggiunga, peraltro, l'omologazione del TEICHMANN, pienamente giustificata, che la glandola genitale rappresenta il mesoderma, da cui, secondo me, si distacca precocemente il tessuto che formerà il celoma, onde dobbiamo considerare la condizione dei Cefalopodi come secondaria e che in fondo celoma e glandola genitale non sono che porzioni del medesimo abbozzo: il mesoderma. — Non resta peraltro che un' unica ipotesi, basata su molti fatti, che possa spiegarci l'origine e la funzione del Celoma: questa è la Gonocöltheorie.

Litterature.

1. BERGH, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie, in: Anat. Hefte, Vol. 15, 1900.
2. BOBRETZKY, N. W., Ricerche sullo sviluppo dei Cefalopodi, in: Notizie della Società Imperiale degli amici della Storia Naturale, dell' Antropologia e dell' Etnografia presso l'Università di Mosca, Vol. 24, 1877 (in Russo).
3. BOVERI, TH., Die Nierenkanälchen des Amphioxus, in: Zool. Jahrb., Vol. 5, Anat., 1892.
4. BROCK, J., Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag, in: Z. wiss. Zool., Vol. 32, 1879.
5. —, Versuche einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden, in: Morphol. Jahrb., Vol. 6, 1880.
6. —, Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 36, 1882.
7. CHUN, C., Ueber Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1903.
8. —, Ueber einen unbekannt gebliebenen Flimmertrichter bei Cephalopoden, in: Zool. Anz., Vol. 28, 1905.
9. CUÉNOT, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (2^{me} partie. Invertébrés), in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 9, 1891.
10. —, L'excrétion chez les Mollusques, in: Arch. Biol., Vol. 16, 1900.
11. CUVIER, G., Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques, Paris 1817.
12. FAUSSEK, V., Ueber die sogenannten „Weissen Körper“, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7), Vol. 41, 1893.
13. —, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 14, 1900.
14. FRÉDÉRICQ, L., Recherches sur la physiologie du Poulpe commun, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 7, 1878.
15. GOODRICH, EDWIN S., On a new organ on the Lycoridea and the nephridium in Nereis diversicolor O. F. MÜLLER, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 34.
16. —, Notes on the Oligochaetes with description of a new species, ibid., Vol. 39.

17. GOODRICH, EDWIN S., On the nephridia of the Polychaeta. Part 1, *ibid.*, Vol. 40.
18. —, On the nephridia of the Polychaeta. Part 2, *ibid.*, Vol. 41.
19. —, On the nephridia of the Polychaeta. Part 3, *ibid.*, Vol. 43.
20. —, Structure of excretory organs of Amphioxus, *ibid.*, Vol. 45.
21. GROBBEN, C., Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden, in: *Arch. zool. Inst. Wien*, Vol. 5, 1884.
22. HANCOCK, A., On certain points in the anatomy and physiology of the Dibranchiate Cephalopoda, in: *Nat. Hist. Rev.*, 1861.
23. —, On the structure and homology of the renal organ on the Nudi-branchiate Mollusca, in: *Trans. Linn. Soc. London*, Vol. 24, 1864.
24. HALLER, B., Beiträge zur Kenntniss der Morphologie von Nautilus pompilius, in: SEMON, *Zool. Forschungsreisen in Australien*, Vol. 5, 1895.
25. HARLESS, E., Ueber die Nieren der Sepia oder die sogenannten Venenanhänge, in: *Arch. Naturg.*, Vol. 13, 1847.
26. HERTWIG, O., *Allgemeine Biologie*, Jena 1906.
27. HUXLEY, TH. H., On the morphology of the Cephalous Mollusca, as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda collected during the voyage of H. M. S. „Rattlesnake“ in 1846—50, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1853.
28. v. IHERING, H., Zur Morphologie der Niere der sog. „Mollusken“, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 29, 1877.
29. —, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden, *ibid.*, Vol. 35, 1881.
30. JORDAN, H., Ueber die Anwendung von Celloidin in Mischung mit Cedernholzöl, in: *Z. wiss. Mikrosk.*, Vol. 22.
31. KEFERSTEIN, W., Beiträge zur Anatomie des Nautilus pompilius, in: *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen*, 1865.
32. KÖLLIKER, A., *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*, Zürich 1844.
33. KORSCHULT, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, in: *Festschr. LEUCKART*, Leipzig 1892.
34. KOWALEVSKY, A., Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 9.
35. KROHN, A., Ueber das wasserführende System einiger Cephalopoden, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Jg. 1839.
36. LANKESTER, RAY E. and A. G. BOURNE, On the existence of SPENGEL's olfactory organ and of paired genital ducts in the Pearly Nautilus, in: *Quart. J. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 23, 1883.
37. LANG, A. und K. HESCHELER, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere*, Jena 1900.

38. LANG, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 38, 1904.
 39. MARCEAU, F., Recherches sur la structure du coeur chez les Mollusques, in: Arch. Anat. microsc., Vol. 7, 1905.
 40. MAZZARELLI, G., Contributo alla conoscenza delle larve libere degli Opistobranchi, in: Arch. zool., Vol. 2, 1904.
 41. MEISENHEIMER, JOH., Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha PALL., in: Z. wiss. Zool., Vol. 69.
 42. —, Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältniss zu den übrigen Mollusken, ibid., Vol. 69.
 43. METSCHNIKOFF, E., Histoire du développement de Sepiola (in Russo).
 44. OTTO, H. und C. TÖNNIGES, Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina, in: Z. wiss. Zool., Vol. 80.
 45. OUSOFF, Zoologisch-embryologische Untersuchungen, in: Arch. Naturg., 1874.
 46. OWEN, R., Memoir on the Pearly Nautilus (Nautilus pompilius LAM.), London 1832.
 47. —, On the structure and homology of the cephalic tentacles in the Pearly Nautilus, in: Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 12, 1843.
 48. RAMJON, On the cardiac rhythm of Invertebrata, in: Journ. Physiol., Vol. 5.
 49. SCHIMKEWITSCH, W., Note sur le développement des Céphalopodes, in: Zool. Anz., Jg. 9, 1886.
 50. SOLGER, B., Zur Physiologie der sogenannten Venenanhänge der Cephalopoden, ibid., Jg. 1, 1881.
 51. SPILLMANN, J., Zur Anatomie und Histologie des Herzens und der Hauptarterien der Diotocardier, Inaug.-Diss., Jena 1905.
 52. STAUFFACHER, Die Urniere bei Cyclas cornea, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63.
 53. TEICHMANN, E., Die frühe Entwicklung der Cephalopoden, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1903.
 54. THEILER, AL., Zur Anatomie und Histologie des Herzens von Arca, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 42, 1906.
 55. VIGELIUS, W. J., Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden, in: Niederl. Arch. Zool., Vol. 5, 1880.
 56. WILLEY, ARTH., Zoological results based on the material from New Britain etc. collected during the years 1895—1896—1897.
 57. —, The adesive tentacles of Nautilus, with some notes on its pericardium and spermatophores, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 40, 1898.
 58. ZIEGLER, H. EL., Ueber den derzeitigen Stand der Coelomfrage, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1895.
-

Leggenda delle figure.

<i>ad</i> vena addominale	<i>Mu</i> muscolare del cuore
<i>ac</i> aorta cefalica (porzione celomatica)	<i>Mv</i> muscolatura striata del cuore
<i>ac₁</i> aorta cefalica (porzione mesenchimatosi)	branchiale
<i>ag</i> arteria genitale	<i>N</i> gangli nervosi
<i>C</i> celoma	<i>O</i> comunicazione del celoma coll' esterno
<i>cd</i> glandola della conchiglia	<i>P</i> pigmento
<i>CB</i> cuore branchiale	<i>R</i> rene
<i>B</i> branchie	<i>Ri</i> rene impari
<i>cr</i> corpo rifrangente	<i>Sc</i> seno cefalico
<i>e</i> valvole	<i>Si</i> seno perintestinale
<i>de</i> glandola della conchiglia	<i>S</i> seno posteriore
<i>fm</i> fibre muscolari	<i>Sb</i> seno branchiale
<i>gld</i> glandola genitale	<i>sp</i> sporgenza mesenchimatosi
<i>I</i> intestino	<i>U</i> uretere
<i>H</i> cuore	<i>v. b</i> vena branchiale
<i>Kl</i> corpo luminoso	<i>v. c</i> vena cava
<i>Kle</i> porzione fibrosa del corpo luminoso	<i>v. t</i> vena cefalica
<i>Ml</i> membrana di LEYDIG	<i>v. p</i> vena genitale

Tutte le figure sono state proiettate colla camera lucida di ZEISS e allo stesso piano del tavolo del microscopio.

Tav. 30.

Fig. 1. Taglio trasverso nella porzione posteriore del corpo. Ca. 42:1.

Fig. 2. Taglio trasverso nella porzione ove nasci il celoma. Ca. 42:1.

Fig. 3. Taglio trasverso al livello della formazione delle vene cave. Ca. 42:1.

Fig. 4. Taglio trasverso di uno stadio, in cui il celoma tende verso la porzione mediana del corpo e la glandola genitale è spinta dorsalmente. Ca. 42:1.

Fig. 5. Taglio trasverso di uno stadio che mostra la fusione delle due vescicole celomatiche e la sistematizzazione della glandola genitale. Ca. 42:1.

Fig. 6. Taglio trasverso di un embrione, in cui è avvenuta la sistematizzazione degli organi al livello, dove si abbozza la vena addominale. Ca. 42 : 1.

Fig. 7. Taglio trasverso di una porzione dell'epitelio della vena cava nell'embrione adulto. Ca. 940 : 1.

Fig. 8. Taglio trasverso, che mostra l'epitelio delle vene cave. Ca. 390 : 1.

Fig. 9. Taglio trasverso al livello della glandola genitale, che mostra i suoi rapporti col celoma. Ca. 390 : 1.

Fig. 10. Taglio sagittale al livello dello sbocco del seno cefalico nella vena cefalica, che mostra le valvole. Ca. 530 : 1.

Fig. 11. Taglio trasverso schematizzato, che mostra la formazione della vena cava. Ca. 42 : 1.

Fig. 12. Taglio trasverso schematizzato di uno stadio più evoluto del precedente. Ca. 42 : 1.

Tav. 31.

Fig. 13. Taglio sagittale di un embrione adulto che mostra i rapporti della circolazione. Ca. 42 : 1.

Fig. 14. Taglio trasverso, schematizzato, che mostra la formazione delle vene cave in uno stadio molto più evoluto di quello disegnato in Fig. 12. Ca. 42 : 1.

Fig. 15. Taglio trasverso, schematizzato, al livello della formazione della vena cefalica. Ca. 42 : 1.

Fig. 16. Taglio trasverso, schematizzato, al livello del seno cefalico. Ca. 42 : 1.

Fig. 17. Taglio trasverso, schematizzato, al livello della formazione dell'intestino posteriore. Ca. 42 : 1.

Fig. 18. Taglio trasverso, che mostra l'origine e la connessione col cuore dell'arteria genitale. Ca. 42 : 1.

Fig. 19. Taglio trasverso della porzione celomatica dell'arteria genitale. Ca. 390 : 1.

Fig. 20. Taglio trasverso, che mostra uno stadio molto giovane, ove l'intestino resta al di fuori del celoma. Ca. 91 : 1.

Fig. 21. Taglio sagittale, che oltre a mostrare i rapporti del complesso celomatico, mostra anche l'origine e la connessione della sistema arterioso. Ca. 91 : 1.

Fig. 22. Taglio trasverso, attraverso la parte mesenchimatosa della arteria cefalica. Ca. 420 : 1.

Fig. 23. Taglio trasverso di uno stadio più evoluto di quello nella Fig. 20, che mostra come l'intestino viene rinchiuso nel celoma. 91 : 1.

Tav. 32.

Fig. 24. Taglio trasverso di uno stadio molto giovane, che mostra lo sbocco del celoma all' esterno. Ca. 91 : 1.

Fig. 25. Taglio sagittale, che mostra il differenziamento delle fibre muscolari. Ca. 420 : 1.

Fig. 26. Taglio sagittale di uno stadio giovane, che mostra l'originarsi del cuore. Ca. 91 : 1.

Fig. 27. Taglio sagittale, che mostra l'origine della valvola della arteria cefalica. Ca. 420 : 1.

Fig. 28. Taglio trasverso al livello dell' origine della porzione mesenchimatoso dell' arteria cefalica. Ca. 91 : 1.

Fig. 29. Taglio trasverso al livello del mesocardio. Ca. 91 : 1.

Fig. 30. Taglio trasverso del primo differenziarsi dell' epitelio del celoma. Ca. 420 : 1.

Fig. 31. Taglio trasverso di uno stadio più evoluto. 420 : 1.

Fig. 32. Taglio trasverso, che mostra l'origine dell' arteria cefalica e il cammino della sua parte celomatica; di più i rapporti tra le branchie, il cuore branchiale e le vene branchiali. Ca. 91 : 1.

Fig. 33. Taglio trasverso nello stadio di maggiore attività dell' epitelio celomatico. Ca. 940 : 1.

Fig. 34. Cellule del cuore branchiale in diversi stadi di attività. Ca. 1320 : 1.

Fig. 35. Mostra la valvola dell' arteria cefalica nella sua primitiva costituzione istologica. Ca. 940 : 1.

Fig. 36. Taglio trasverso di una porzione del cuore branchiale in un embrione adulto. Ca. 940 : 1.

Fig. 37. Taglio trasverso dell' abbozzo del rene. Ca. 420 : 1.

Fig. 38. Sezione trasversa del rene in un embrione giovane. Ca. 420 : 1.

Tav. 33.

Fig. 39. Taglio trasverso, che mostra l'abbozzo del seno branchiale. Ca. 91 : 1.

Fig. 40. Sezione trasversa al livello dello sbocco nel seno branchiale del cuore branchiale e delle vene branchiali. Ca. 91 : 1.

Fig. 41. Taglio trasverso, che mostra le prime evoluzioni del rene. Ca. 175 : 1.

Fig. 42. Taglio trasverso al livello dello sbocco dell' uretere nel celoma. Ca. 42 : 1.

Fig. 43. Taglio trasverso, che mostra il percorso delle vene branchiali. Ca. 42 : 1.

Fig. 44. Taglio trasverso, che mostra lo sbocco della vena cava e delle vene branchiali, in uno stadio molto giovane, nel seno branchiale. Ca. 91 : 1.

Fig. 45. Taglio trasverso, che mostra uno stadio di evoluzione del cuore branchiale. Ca. 91:1.

Fig. 46. Diversi stadi di divisione cellulare. Ca. 1500:1.

Fig. 47. Taglio trasverso, che mostra uno stadio di evoluzione del cuore branchiale di un embrione più giovane di quello della Fig. 45. Ca. 91:1.

Fig. 48. Taglio trasverso del cuore branchiale di un embrione più evoluto che il precedente. Ca. 91:1.

Tav. 34.

Fig. 49. Taglio trasverso di un embrione adulto, nel quale i due reni formano una sola cavità. Ca. 91:1.

Fig. 50. Sezione trasversa, che mostra in uno stadio giovane la posizione del rene e la sua istologia. Ca. 91:1.

Fig. 51. Sezione trasversa, che mostra i rapporti dell' estroflessione dorsale del rene. Ca. 42:1.

Fig. 52. Sezione trasversa, che mostra l'istologia del seno branchiale in un embrione molto giovane. Ca. 420:1.

Fig. 53. Sezione sagittale dell' organo luminoso di una larva di *Gastropteron meckelii*. Ca. 1500:1.

Fig. 54. Sezione trasversa, portata nel punto di formazione delle valvole tra il cuore branchiale e le vene cave. Ca. 940:1.

Fig. 55. Sezione trasversa del rene in un embrione molto giovane, in cui comincia l'escrezione e la riduzione dell' epitelio senza funzione. Ca. 940:1.

Fig. 56. Epitelio del rene nei suoi rapporti coll' epitelio della Vena cava e nella sua costituzione istologica. Ca. 1500:1.

Fig. 57. Sezione sagittale al livello dello sbocco del cuore branchiale nelle branchie. Ca. 42:1.

Tav. 35.

Fig. 58. Sezione frontale, che mostra i rapporti del complesso celomatico. Ca. 91:1.

Fig. 59. Sezione trasversa di un embrione molto giovane, che mostra lo sbocco del rene all' esterno. Ca. 940:1.

Fig. 60. Sezione trasversa, che mostral'istologia dell' uretere. Ca. 920:1.

Fig. 61. Sezione trasversa, che mostra l'origine dell' estroflessione dorsale del rene. Ca. 91:1.

Fig. 62. Sezione trasversa, che mostra la comunicazione tra il rene ed il pericardio. Ca. 390:1.

Fig. 63. Sezione trasversa, che mostra il persistere separato dei reni. Ca. 91:1.

Fig. 64. Sezione trasversa, mostrante la forma del cuore e l'origine delle vene branchiali. Ca. 91:1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Richtungskörperbildung im Ei von *Formica sanguinea*.

Von

Dr. **Waldemar Schleip** in Freiburg i. Br.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Mit Tafel 36—37.

Einleitung.

Die Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit bildeten die Beobachtungen, welche PETRUNKEWITSCH (1901 u. 1903) über das Verhalten der Richtungskörper im Drohnenei machte. PETRUNKEWITSCH konnte bekanntlich zunächst die frühern Angaben bestätigen, daß nämlich das Drohnenei sich unbefruchtet entwickelt und daß es zwei Reifungsteilungen durchmacht. Ferner stellte er fest, daß dabei die Chromosomenzahl auf die Hälfte reduziert wird. Außerdem fand er aber, daß die Richtungskörper im Drohnenei nicht zugrunde gehen, sondern daß nach der Teilung des ersten Richtungskernes der zentralwärts gelegene Tochterkern desselben mit dem zweiten Richtungskern verschmilzt. Dadurch entsteht der „Richtungscopulationskern“, welcher die normale Chromosomenzahl enthält. Im weiblichen Pronucleus ist die reduzierte Chromosomenzahl vorhanden, sie verdoppelt sich aber, vermutlich durch Längsspaltung der Chromosomen. Aus dem Pronucleus entsteht nun im Drohnenei nur das Soma, während die Keimdrüsen sich von dem Richtungscopulationskern herleiten, indem dieser sich mehrfach teilt und seine Abkömmlinge komplizierte Wanderungen durchmachen. Im befruchteten Bienenei kommt zwar auch ein Richtungscopulationskern zustande, aber er geht zugrunde, und der Furchungskern liefert

Soma und Keimdrüsen. Dieses Verhalten der Richtungskerne im Drohnenei ist schon für die Entwicklungsgeschichte von großem Interesse, indem hier der einzige Fall vorliegen würde, wo die Richtungskörper am Aufbau des aus dem Ei entstehenden Individuums sich aktiv beteiligen. Die spezielle Bedeutung dieser Beobachtung für die Lehre von den Chromosomen ist von PETRUNKEWITSCH ausführlich erörtert worden, und wir werden zum Schlusse kurz darauf zurückkommen müssen.

Nun konnte PETRUNKEWITSCH allerdings seine Auffassung nicht einwandfrei beweisen; er hat das selbst, auch neuerdings (1905) noch, betont. Gibt es aber noch andere Beobachtungen, die seine Vorstellung zu stützen geeignet sind? Da kommen natürlich nur jene Fälle in Betracht, wo im parthenogenetischen Ei zwei primäre Richtungskörper gebildet werden, und obwohl diese Fälle gewiß immer noch als seltene Ausnahmen von dem WEISMANN'schen Zahlgesetz der Richtungskörper zu bezeichnen sind, hat man sie doch schon mehrfach beobachtet, nämlich außer beim Drohnenei noch bei *Liparis dispar* (PLATNER 1888), bei den unbefruchteten Eiern einer Königin von *Lasius niger* (HENKING 1892, allerdings nahm dieser an, daß solche Eier sich nicht fertig entwickeln können), bei *Rhodites rosae* und bei *Bombyx mori* (HENKING 1892), bei dem männlichen parthenogenetischen Ei von *Asplanchna priodonta* (v. ERLANGER u. LAUTERBORN 1897), bei mehreren Arten von Blattwespen (DONCASTER 1906) und endlich bei *Bacillus rossii* (v. BAEHR 1907). Auf die Angabe von BRAUER (1894), daß in manchen Fällen im parthenogenetischen Ei von *Artemia salina* ebenfalls zwei Richtungskörper gebildet werden, habe ich weiter unten noch kurz einzugehen. In mehreren dieser Fälle, aber auch bei befruchteten Eiern, ist nun beobachtet worden, daß die Richtungskerne miteinander verschmelzen. Ohne alle diesbezüglichen Angaben zusammenstellen zu wollen, möchte ich doch zwei derselben kurz erwähnen. Eine betrifft ein vorliegender Untersuchung nahestehendes Objekt: HENKING (1892) gibt nämlich an, daß im befruchteten Ei von *Lasius niger* nach der Teilung des ersten Richtungskernes die Chromosomen der zentralen Hälfte desselben mit den Chromosomen des zweiten Richtungskernes gemeinsam in eine Vacuole zu liegen kommen; in manchen Fällen sollen sich die Chromosomen beider Kerne zu einer einfachen Äquatorialplatte zusammenstellen, ohne daß das aber eine Teilung zur Folge hat. Normalerweise verhält es sich in dem parthenogenetischen Ei ebenso, es können aber auch alle drei Richtungskerne gesondert

bleiben oder auch alle drei miteinander verschmelzen. Diese Abweichungen beruhen nach HENKING darauf, daß, wie schon erwähnt, die parthenogenetischen *Lasius*-Eier nicht entwicklungsfähig sein sollen und früher oder später anormale Verhältnisse zeigen. Nach dem Erscheinen der Arbeit von PETRUNKEWITSCH hat nur noch DONCASTER (1906) das Verschmelzen von Richtungskernen und zwar bei mehreren Blattwespen beobachtet. Hier soll es bei den Arten, bei welchen aus parthenogenetischen Eiern Männchen entstehen, stets zu einer Verschmelzung des zweiten Richtungskernes mit dem innern Tochterkern des ersten kommen. Bei andern Arten, bei denen die parthenogenetischen Eier Weibchen liefern, unterbleibt diese Vereinigung. Die Deutung, welche DONCASTER diesen Vorgängen gibt, liegt der hier zu behandelnden Frage zu fern, um darauf eingehen zu können.

Aber in diesen beiden Fällen wie in allen andern gehen die miteinander verschmolzenen Richtungskerne stets zugrunde, sodaß die Beobachtung von PETRUNKEWITSCH bisher bei keinem andern Objekt wiederholt wurde. Bei der Wichtigkeit dieser Frage hielt ich es nicht für unnütz, ein geeignetes Objekt speziell daraufhin noch einmal zu untersuchen, und besonders günstig schienen mir dafür die Verhältnisse bei den Ameisen zu liegen. Die Ansicht HENKING's, daß parthenogenetische Ameiseneier nicht entwicklungsfähig seien, ist gegenüber ältern und neuern Beobachtungen natürlich nicht aufrecht zu halten. Nur darüber herrschten noch Zweifel, ob aus parthenogenetischen Eiern Männchen und Weibchen hervorgehen können oder ob sie nur Männchen liefern. Letztere Ansicht wird von FOREL, LUBBOCK, WASMANN und VIEHMAYER vertreten. Demgegenüber haben REICHENBACH (1902) und WHEELER (1903) über Versuche berichtet, welche die erstere Ansicht stützen sollen. Nun hat aber v. BUTTEL-REEPEN (1904) gegen diese Versuche Bedenken erhoben, und wie er mir brieflich mitzuteilen die Freundlichkeit hatte, hält er diese Bedenken auf Grund eigener, noch nicht veröffentlichter Beobachtungen durchaus aufrecht. Außerdem zeigte auch neuerdings Miss FIELDE (1905) durch ihre mit allen Vorsichtsmaßregeln angestellten Versuche wieder, daß die parthenogenetischen Eier von Königinnen und Arbeiterinnen stets nur Männchen ergeben. Bis durch ebenso exakte Experimente das Gegenteil erwiesen ist, dürfen wir es wohl nun als erwiesene Tatsache ansehen, daß unbefruchtete Eier sich zu Männchen entwickeln. Umgekehrt ist allerdings noch nicht gezeigt, daß die Männchen der Ameisen stets aus

unbefruchteten Eiern entstehen, und dieser Nachweis dürfte überhaupt nicht leicht zu erbringen sein; ich werde am Schlusse nochmals darauf zurückkommen. Immerhin spricht nichts dagegen und manches dafür, daß die DZIERZON'sche Theorie auch für die Ameisen Gültigkeit hat.

Alles das über die Ameisen erwähnte, die Bildung zweier Richtungskerne auch im parthenogenetischen Ei, das Vorkommen einer Verschmelzung der Richtungskerne, die Wahrscheinlichkeit oder mindestens die Möglichkeit, daß auch hier das DZIERZON'sche Gesetz besteht, das alles ließ vermuten, daß die Ameisen sich in diesen Dingen in weitgehendem Maße ähnlich wie die Biene verhalten, und deshalb schien es mir von vornherein nicht unmöglich, daß auch hier ein Richtungsopulationskern gebildet wird mit derselben großen Bedeutung, die er nach PETRUNKEWITSCH bei der Biene besitzt.

Als Untersuchungsobjekt dienten die Eier von *Formica sanguinea* LATR., und zwar: 1. befruchtete (Königinnen-)Eier, 2. unbefruchtete Arbeiterinneneier. Erstere erhielt ich von Herrn VIEHMEYER, letztere von Herrn Dr. v. BUTTEL-REEPEN. Ohne diese Unterstützung wäre es mir nicht möglich gewesen, die Untersuchung auszuführen, da mir die Zeit mangelte, selbst Nester anzulegen; ich möchte daher beiden Herren auch hier meinen herzlichsten Dank aussprechen. Herr Dr. v. BUTTEL-REEPEN hatte auch die große Freundlichkeit, mir durch Hinweise auf Literatur und Zusendung mir nicht zugänglicher Arbeiten behilflich zu sein.

Die Eier waren mit dem GILSON-PETRUNKEWITSCH'schen Sublimatgemisch fixiert, das sich als sehr geeignet erwies. Sie wurden in Sagittal- oder in Querschnittsserien zerlegt und meistens mit Hämatoxylin-Pikrokarmine oder nach der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Methode gefärbt. Das Chorion mußte abpräpariert werden, weil sonst die Aufhellungsmittel (meistens Cedernholzöl) und das Paraffin nicht gut eindringen.

Um nun gleich das Hauptresultat meiner Untersuchung zu nennen: Im unbefruchteten wie im befruchteten Ei gehen die Richtungskerne zugrunde, ohne daß ein Richtungsopulationskern gebildet wird. Die Beobachtungen von PETRUNKEWITSCH am Drohnenei ließen sich also am parthenogenetischen Ei von *Formica* nicht bestätigen. Nun hat allerdings PETRUNKEWITSCH die parthenogenetischen Eier der Königin untersucht, während ich diese nicht zur Verfügung hatte, sondern nur parthenogenetische Arbeiterinnen-

eier. Und PETRUNKEWITSCH fand, daß in den Arbeitsdrohneneiern die Richtungsopulationsspindel sich nicht teilte; er erklärt das mit der Vermutung DICKEL's, daß die aus solchen Eiern entstandenen „falschen Drohnen“ fortpflanzungsunfähig seien. Man könnte diese Vermutung auch auf die Arbeiterinneneier der Ameisen anwenden, doch ist dafür hier ebensowenig ein genügender Grund vorhanden, wie das meines Wissens bei den Bienen der Fall ist. Im Gegenteil, man hat sogar die Ansicht geäußert, daß in den Fällen, wo die Nachkommenschaft von Ameisenarbeiterinnen zum Teil aus Weibchen bestand, diese Arbeiterinnen von ihren männlichen Nachkommen begattet waren. Immerhin besteht hier eine Lücke in meiner Untersuchung, die ich auch aus einem andern, später zu erörternden Grund im Laufe dieses Jahres auszufüllen beabsichtige.

Das, wie gesagt, wesentlich negative Ergebnis rechtfertigt nun eigentlich nicht eine ausführliche Darlegung meiner Befunde, zumal da, wie erwähnt, schon HENKING bei seinen schönen, grundlegenden Untersuchungen über die Reifungserscheinungen der Insecteneier auch die einer Ameise (*Lasius niger*) behandelt hat. Doch bin ich in manchen Punkten zu einem andern Ergebnis gekommen, das von einigem theoretischen Wert sein dürfte.

Eigene Beobachtungen.

Da ich von Arbeiterinneneiern mehr Material besitze, wende ich mich zunächst zu diesen.

A. Parthenogenetische Arbeiterinneneier.

1. Die Reifungsteilungen.

Die Größe der Eier schwankt beträchtlich, auch ihre äußere Form ist sehr verschieden; das hat auch HENKING angegeben. Manche Eier sind nieren- oder wurstförmig und dadurch schon äußerlich bilateral-symmetrisch gebaut, indem ihre konvexe Seite, wie auch von andern Insecteneiern bekannt ist, der spätern Ventralseite, ihre konkave der Dorsalseite entspricht. Vorderer und hinterer Eipol sind bei äußerer Betrachtung kaum zu unterscheiden. Alle möglichen Zwischenformen leiten über zu solchen Eiern, die ziemlich regelmäßige Rotationsellipsoide darstellen, an denen Dorsal- und Ventralseite nicht verschieden sind. Diese Eier konnten natürlich nur in Querschnittsserien zerlegt werden, während die zuerst be-

schriebenen auch die Anfertigung von gut orientierten Sagittalschnitten gestatteten. Im innern Bau des Eies von *Formica* sind die zukünftigen Hauptachsen und -ebenen des Embryos stets deutlich ausgeprägt. Zunächst sind auf den Schnitten Vorder- und Hinterende des Eies leicht voneinander zu unterscheiden, weil vorn die Dotterkugeln kleiner sind, dichter beisammen liegen und der Raum zwischen ihnen mit Plasma ziemlich vollständig ausgefüllt ist, während hinten größere Dotterkugeln vorhanden sind und zwischen diesen viele größere und kleinere Lücken; das beruht wohl darauf, daß im hintern Teil des Eies mehr in den angewandten Reagentien lösliche Dottersubstanzen vorhanden sind. In der Mitte des Eies fand ich oft, allerdings nicht ganz konstant, an der spätern Dorsalseite kleinere Dotterelemente als an der Ventralseite. Das Keimhautblastem ist entweder dorsal und auf beiden Seiten oder nur auf letztern mächtiger entwickelt als an andern Regionen. Dies tritt besonders im vordern Teile des Eies hervor. Auch hier kommt stets ein „Richtungsplasma“ vor, wie es PETRUNKEWITSCH vom Bienenei beschreibt. Es liegt beinahe am vordern Eipol, etwas gegen die Dorsalseite zu und zwar in deren Mittellinie. Es springt in Form eines unregelmäßigen Zapfens in das Eiinnere vor und besteht aus ebenso strukturiertem Plasma wie das Keimhautblastem. In ihm liegen die Richtungsspindeln, die man daher sehr leicht auffinden kann, wie auch PETRUNKEWITSCH betont. Besonders einfach ist das Auffinden der Spindeln in den Querschnittsserien, da das Richtungsplasma stets etwa im 2. bis 8. Schnitt, vom Vorderende gerechnet, getroffen ist. Eine zweite, meistens noch mehr auffallende Verdickung des Keimhautblastems findet sich nahe am Hinterende des Eies, und zwar habe ich sie sowohl an der ventralen wie an der dorsalen Seite gesehen. Diese Verdickung springt ebenfalls in das Eiinnere vor und besteht aus dunkel sich färbendem, zahlreiche Vacuolen einschließendem Protoplasma. Sonstige bemerkenswerte Eigenschaften dieser eigentümlichen Verdickung der oberflächlichen Protoplasmaschicht fielen mir nicht auf. Ich weiß nicht, wie sie entstanden ist, und auf spätern Entwicklungsstadien ist sie verschwunden. Übrigens habe ich sie nur in den von einer Königin gelegten Eiern konstant gefunden, in den Arbeiterinneneiern schien sie öfters zu fehlen oder wenigstens nur undeutlich ausgeprägt zu sein. Auch HENKING ist diese Plasmamasse bei *Lasius niger* aufgefallen, und einmal bemerkte er in derselben ein kernähnliches Gebilde, dessen Natur ihm jedoch zweifelhaft blieb. BLOCHMANN (1888)

hat bei *Camponotus ligniperda* und *Formica fusca* im Hinterende des Eies eine nicht unähnlich gelagerte Substanz gefunden, die aus Stäbchen zusammengesetzt sein soll.

Die Eihüllen mit den Micropylen habe ich nicht näher untersucht, da ich, wie erwähnt, das Chorion vor dem Schneiden entfernte oder wenigstens zerriß. HENKING hat darüber einiges mitgeteilt.

Bei den meisten der eben abgelegten Eier ist die erste Richtungsspindel schon gebildet; aber das ist nicht immer der Fall. Fig. 1 zeigt einen Kern, der sich erst in Vorbereitung zur Teilung befindet. Eine Kernmembran ist nicht vorhanden, ebensowenig wie ein Nucleolus; beide sind vermutlich schon verschwunden. Der bläschenförmige Kern grenzt sich dadurch von dem feinvacuolisierten Protoplasma ab, daß er von einer anscheinend ganz homogenen, hellgefärbten Masse erfüllt ist. Die Chromosomen sind sehr klein, ihre Form verschieden. Einige von ihnen erscheinen bei schärfster Betrachtung in der Mitte etwas heller, sodaß sie den Eindruck von minimal kleinen Ringen machen. Bei zwei von ihnen ist das sehr deutlich und auch auf der Abbildung angegeben. Ihre Zahl ist nicht einwandfrei zu bestimmen: sie liegen nämlich nicht mehr zerstreut im Kernraume, sondern anscheinend schon zur Äquatorialplatte angeordnet, und man sieht diese in schräger Polansicht, sodaß einige Chromosomen sich decken. 22 Chromosomen habe ich sicher gezählt, viel mehr sind gewiß nicht vorhanden. Fig. 2 zeigt das nächste Stadium, auf welchem die erste Richtungsspindel schon ausgebildet ist, und zwar sieht man die Äquatorialplatte genau in Polansicht. Hier konnte ich 24 Chromosomen abzählen, und daß das die richtige Zahl ist, bestätigte mir das Durchschnittsergebnis zahlreicher Zählungen. Es scheint, daß wie bei der Biene auch im Ei von *Formica* die erste Richtungsspindel auf jüngern Stadien parallel zur Oberfläche liegt und sich dann mit dem weitem Fortschreiten der Teilung senkrecht zu ihr orientiert.

Nun beginnt die Metaphase, indem die Chromosomen der Äquatorialplatte sich teilen. Einige Präparate machen es wahrscheinlich, daß die Teilung nach dem heterotypischen Modus verläuft, aber die Chromosomen sind so klein, daß sich darüber keine bestimmte Angabe machen läßt. Das Ende der Anaphase ist in Fig. 3 erreicht: hier sieht man die Chromosomen an den Enden der Spindel, auf jeder Seite eine Platte bildend. Da man die Spindel in Seitenansicht vor sich hat, kann man die Chromosomen nicht mit Sicher-

heit zählen. Es sind aber wiederum annähernd 24, die in der Zeichnung natürlich nicht alle angegeben werden können. Polansichten dieser Tochterplatten bestätigen, daß sich die Chromosomenzahl bei der ersten Reifungsteilung nicht vermindert hat. Die Spindel selbst (Fig. 3) ist schön tonnenförmig, sodaß die Spindelfasern nicht an einem Punkte zusammenstoßen. Die Fasern scheinen ziemlich dick zu sein, blaßgefärbt und weit zahlreicher als die Chromosomen. Sehr deutlich ist die von Caryokinesen bei Insecten häufig beschriebene Mittelplatte, die ich ganz ebenso fand, wie sie z. B. HENKING bei *Pyrrhocoris*, *Lasius* und andern Objekten angegeben hat.

Zur ersten Reifungsteilung möchte ich nun noch nachtragen, daß ich einmal die Spindel nicht an der Eioberfläche, sondern das 6—8fache ihrer Länge tief im Dotter fand, umgeben von einer Plasmahülle. Das dürfte wohl ein anormales Vorkommnis sein, und solche sind, besonders auf ältern Stadien, ab und zu zu beobachten.

Unmittelbar auf die erste Reifungsteilung folgt die zweite; sie wird dadurch eingeleitet, daß die erste Richtungsspindel sich in die Länge streckt und in zwei Spindeln zerfällt. Die äußere derselben enthält die äußere Chromosomenplatte, also den ersten Richtungskern, die innere enthält die innere Chromosomenplatte, also den Kern der Ovocyte 2. Ordnung. Der Zerfall der ersten Richtungsspindel in die zwei Tochterspindeln geschieht nicht einfach durch eine Durchschnürung, so wie man es von dem Bienenei durch PETRUNKEWITSCH weiß, sondern in etwas komplizierter Weise, ähnlich wie es HENKING von mehreren Insecten beschrieben hat. Die erwähnte Mittelplatte (Fig. 3) wandelt sich nämlich in eine Platte von feinwabigem Protoplasma um (Fig. 4), die zuweilen aus einer mittlern, dunklern und zwei äußern, hellern Schichten besteht. Die anstoßenden Teile der Spindelfasern haben eine fast ganz homogene, nur noch andeutungsweise gestreifte Masse gebildet. Diese gesamten Bildungen, die ich übrigens nur selten in dieser Deutlichkeit ausgeprägt fand, verschwinden sehr bald, und dann sind die beiden Spindeln durch Plasma von gewöhnlichem Aussehen getrennt. Die merkwürdige Vermutung, welche HENKING (1892) über die Bedeutung dieses „Thelyids“ äußert, hat wohl nur noch historisches Interesse.

In Fig. 4 haben die Chromosomen des ersten Richtungskernes und die des Kernes der Ovocyte 2. Ordnung sich schon wieder geteilt: die Anaphase ist in beiden Spindeln schon ziemlich weit vorgeschritten.

Nun findet man die Lagerung der beiden Spindeln, wie sie in

Fig. 4 zu sehen ist, sehr selten: ich schließe daraus, daß der Zerfall der ersten Richtungsspindel in die zwei andern sehr schnell vor sich geht. In den allermeisten Eiern dieses Stadiums liegen innerhalb des Richtungsplasmas zwei Spindeln, von denen die eine senkrecht auf der Eioberfläche steht, die andere parallel zu ihr verläuft. Und zwar befinden sich dann die beiden Spindeln meistens nicht in demselben Schnitt, sondern die eine liegt z. B. im 8., die andere im 10. Schnitt vom Vorderende (so in Fig. 5a und 5b; die Schnittdicke beträgt hier $5\ \mu$). Dann ist es natürlich sehr schwer zu sagen, welche die Teilungsspindel des ersten Richtungskernes und welche die zweite Richtungsspindel ist. In Fig. 5a und b sieht man ferner, daß die beiden Spindeln in einem Plasmahof liegen, der aus hellerm, auch feinwabigerm Plasma besteht, während in der Umgebung wieder das gewöhnliche, dunkel sich färbende Plasma des Keimhautblastems vorhanden ist. Dieser helle Protoplasmahof ist eine sehr charakteristische Erscheinung, die nur sehr selten zu fehlen scheint; man kann daher schon bei schwächster Vergrößerung erkennen, ob man in einem Schnitt eine dieser Spindeln finden wird. Wie dieser helle Hof zustande kommt, war nicht festzustellen; bei der ersten Reifungsteilung fehlt er noch. Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, daß bei seinem Zustandekommen die sich auflösende Mittelplatte und mittlern Teile der Spindelfasern der ersten Richtungsspindel (Fig. 4) eine Rolle spielen. HENKING gibt an, daß das „Thelyid“ mindestens zum Teil die Vacuole bildet, in der zwei Richtungskerne beim befruchteten Ei von *Lasius* verschmelzen sollen; ich möchte vermuten, daß er unter dieser Vacuole den Hof heller gefärbten Protoplasmas versteht. Wie dem auch sein mag, die beiden Spindeln des zweiten Teilungsschrittes liegen in der Regel in einem solchen Hof. Ihre Orientierung innerhalb desselben zur Oberfläche scheint keine regelmäßige zu sein: vielleicht gestattet gerade das heller färbbare Protoplasma eine Lageveränderung der Spindeln.

Die in Fig. 5a und 5b gezeichneten Spindeln, also der sich teilende erste Richtungskern und die zweite Richtungsspindel, sind in Fig. 6a und 6b noch einmal vergrößert dargestellt. Daß die beiden Spindeln die eben genannte Bedeutung haben, dürfte dadurch außer jeden Zweifel gestellt sein, daß außer ihnen kein Kern in der lückenlosen Schnittserie vorhanden ist. Beide befinden sich im Beginn der Anaphase, die Teilung der einen ist ein wenig weiter vorgeschritten. In jeder sind zahlreiche Chromosomen vorhanden, etwa 40–50, und daraus ist zu schließen, daß die 24 Chromo-

somen des Ei- und ersten Richtungskernes sich wiederum geteilt haben. Die beiden Spindeln haben wie die erste Richtungsspindel Tonnenform. Es ist noch zu erwähnen, daß beim zweiten Teilungsschritt keine Mittelplatte gebildet wird; das Gleiche bemerkt HENKING von *Lasius*.

Das nächste Stadium, das sich unmittelbar an das in den Figg. 4—6 dargestellte anschließen würde, habe ich leider nicht auffinden können. Der Verlauf des zweiten Teilungsschrittes ist aber mit Sicherheit aus einem etwas ältern Stadium zu erschließen. Zunächst fällt innerhalb des Dotters eine rundliche, zackig begrenzte Plasma-Insel ins Auge, welche eine hellgefärbte, sehr feinwabige Substanz einschließt (Fig. 7b). In letzterer sieht man Chromosomen, deren Zahl nicht ganz sicher zu bestimmen ist, da sie sich zum Teil decken und so eine unauflösbare Masse bilden (links im Kern), zum Teil einander so benachbart sind, daß man nicht entscheiden kann, ob es sich um ein längliches Chromosom oder um zwei handelt. Sicherlich sind es aber etwa 20—24 Chromosomen. Vielleicht wäre noch hinzuzufügen, daß bei genauester Betrachtung die Grundsubstanz zwischen den Chromosomen eine allerdings sehr undeutliche Streifung zeigt, die ich als den Rest von Spindelfasern auffasse. Im Richtungsplasma findet sich in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten je eine Spindel (Fig. 7a; diese Figur ist aus beiden Schnitten kombiniert). Die eine, peripher gelegene, ist so groß und genau so beschaffen wie die beiden oben beschriebenen Spindeln (Fig. 6). Sie steht annähernd senkrecht zur Eioberfläche, enthält kleine und sehr zahlreiche (mindestens 40) Chromosomen, von denen nur einige angegeben sind, und befindet sich im Beginn der Anaphase, also auf dem gleichen Stadium wie die Spindeln der Fig. 6. Im Nachbarschnitt und zugleich weiter nach innen zu liegt eine zweite Spindel; diese ist viel schmaler als die periphere, liegt annähernd parallel zur Eioberfläche und enthält vor allem weit weniger Chromosomen. Zwischen diesen beiden Gebilden liegt ein heller Plasmahof, welcher quer zur Verbindungslinie beider Spindeln von einer etwas dunkler gefärbten Plasmaplatte durchsetzt wird. Meiner Ansicht nach ist die folgende Deutung die einzig berechnigte: Der im Dotter liegende Kern (außer ihm ist kein anderer vorhanden) ist der weibliche Pronucleus, der hier, im parthenogenetischen Ei, zum Furchungskern wird und natürlich hervorgegangen ist aus der zentralen Hälfte der zweiten Richtungsspindel. Diese hat sich ohne Ausbildung einer Mittelplatte (von dem Rest einer solchen ist

wenigstens nichts zu sehen) durchgeschnürt, und ihre periphere Hälfte ist die weiter innen gelegene Spindel der Fig. 7b. Daß sich diese verschmälert hat gegenüber der noch ungeteilten zweiten Richtungsspindel, ist verständlich; denn auch die beiden Spindeln der Fig. 4 sind schmaler als die der Fig. 3. Dieser periphere Rest der zweiten Richtungsspindel ist natürlich der zweite Richtungskern, der ebenso wie der weibliche Pronucleus wahrscheinlich gegen 24 Chromosomen enthält. Die an der Eioberfläche gelegene Spindel stellt die Teilungsfigur des ersten Richtungskernes dar; ihre 24 Chromosomen haben sich schon geteilt, wie in Fig. 6, aber die Anaphase hat noch keine Fortschritte gemacht. Auch schon in Fig. 6 schien ja die eine Teilung weiter vorgeschritten zu sein als die andere. Allerdings befinden sich in Fig. 4 beide Spindeln beinahe auf dem Endstadium der Anaphase. Daher darf man vielleicht annehmen, daß der erste Richtungskern sich bald mehr, bald weniger früh und vollständig teilt. Der helle Hof mit der dunklern, im Querschnitt gesehenen Platte in Fig. 7 ist zweifellos hervorgegangen aus der Mittelplatte der ersten Richtungsspindel mit den angrenzenden Teilen der Spindelfasern. Die beiden Spindeln liegen hier nicht in einem hellen Hof, wie oben als Regel angegeben wurde; aber ein solcher ist doch wenigstens zwischen ihnen angelegt.

Die im Vorstehenden gegebene Deutung scheint mir keinen Schwierigkeiten zu begegnen. Anders liegt die Sache aber dann, wenn der zweite Richtungskern, d. h. der periphere Teil der zweiten Richtungsspindel, nicht weiter innen liegt als der sich teilende erste Richtungskern, sondern, allerdings im Nachbarschnitt oder noch einen Schnitt weiter, in gleicher Entfernung von der Eioberfläche oder gar näher an dieser und wenn zugleich die sich umwandelnde Mittelplatte verschwunden ist. Das sieht man in Fig. 8, die ebenfalls der Raumersparnis wegen aus zwei Schnitten kombiniert ist. Der Furchungskern hat sich hier schon geteilt. Im Richtungsplasma liegen, durch einen Schnitt der Serie getrennt, 1. eine breite Spindel mit zahlreichen Chromosomen, die Teilungsspindel des ersten Richtungskernes, und 2. eine schmale Spindel, der zweite Richtungskern. Beide liegen in einem gemeinsamen hellen Hof (in der Figur falsch angegeben, weil der mittlere Schnitt in der Abbildung nicht berücksichtigt wurde). Hier könnte man vielleicht an folgende Deutung denken: Die Teilung des ersten Richtungskernes ist wirklich durchgeführt. Sein zentralwärts gelegener Tochterkern ist mit dem zweiten Richtungskern zum „Richtungscopulationskern“ verschmolzen, der

sich wiederum teilt. Diese Teilungsfigur ist durch die breitere Spindel repräsentiert, während die schmalere der periphere Tochterkern des ersten Richtungskernes ist. Diese Deutung wäre nur dadurch begründet, daß die kleinere Spindel peripher, die größere weiter innen liegt. Nun habe ich aber schon oben hervorgehoben, daß die zweite Richtungsspindel und die Teilungsspindel des ersten Richtungskernes verschieden zueinander und zu der Eioberfläche orientiert sein können. Damit entfällt dieser Anhaltspunkt, und einen andern gibt es für diese Deutung nicht.

Die Reifungsteilungen verlaufen also im Arbeiterinnenei von *Formica sanguinea* folgendermaßen: Es treten 24, wahrscheinlich ringförmige Chromosomen in die erste Reifungsteilung ein. Der erste Richtungskern wie der Kern der Ovocyte zweiter Ordnung erhalten wieder je 24 Chromosomen. Ersterer beginnt sich zu teilen, sodaß in seiner Spindel 48 Chromosomen zu zählen sind. Zugleich findet die zweite Reifungsteilung statt, und Pronucleus wie zweiter Richtungskern erhalten wiederum je 24 Chromosomen. Der Pronucleus wandert in das Eiinnere, während die Richtungskerne im Richtungsplasma verbleiben.

Bezüglich der Chromosomenzahlen bemerke ich aber ausdrücklich, daß ich zwar mehrere Male 24 Chromosomen sicher abzählen konnte, daß aber im großen und ganzen die Zahlen 24 und 48 nur Durchschnittsergebnisse darstellen. Es mag zweifelhaft bleiben, ob es nicht auch 20—25 bzw. 40—50 Chromosomen sein können. Ganz sicher ist aber die Feststellung, ob 20—25 Chromosomen oder die doppelte Anzahl vorhanden sind; und noch leichter wäre es gewesen, die Reduktion der Zahl auf etwa 12 zu erkennen. Auf das Reduktionsproblem gehe ich zum Schluß ein.

2. Die ersten Stadien der Embryonalentwicklung und das Verhalten der Richtungskerne.

Nach PETRUNKEWITSCH (1901) wandelt sich im Drohnenei der weibliche Pronucleus bald nach seiner Entstehung zu einem Bläschen mit einer Membran um. Er durchläuft also hier ein Ruhestadium, während dessen, wie eingangs referiert wurde, die Chromosomenzahl sich verdoppelt. HENKING (1892) gibt nichts Genaueres über das Verhalten des weiblichen Pronucleus im parthenogenetischen Ei von *Lasius* an; dagegen beobachtete HENKING in einer spätern Furchungsspindel 16—17 Chromosomen und schließt daraus,

daß bei *Lasius* wie bei *Rhodites* die reduzierte Chromosomenzahl des parthogenetischen Eies sich spontan verdoppelt.

Unter meinen Präparaten ist ein Ruhestadium des weiblichen Pronucleus nicht vertreten. Es bleibt deshalb unentschieden, ob seine ca. 24 Chromosomen (siehe Fig. 7b) sich tatsächlich bei *Formica sanguinea* in einen bläschenförmigen Kern verwandeln. Auch von der ersten Furchungsspindel besitze ich nur ziemlich ungünstig getroffene Schnitte. Dagegen sind die weiteren Furchungsstadien häufig vertreten. Die Chromosomen derselben sind immer ziemlich klein, nicht oder kaum größer als die Chromosomen der Richtungsspindeln, und da sie auch stets sehr dicht in der Äquatorialplatte liegen, bereitet die Feststellung ihrer Zahl große Schwierigkeiten. Aber in dem Kern, der in Fig. 10 abgebildet ist, kann man das wenigstens annähernd. Derselbe befindet sich in Teilung, im Stadium der Äquatorialplatte, und man sieht in dieser etwa 20—21 kuglige Chromosomen; es ist nicht ausgeschlossen, daß ein paar weitere Chromosomen noch verdeckt sind. Danach beträgt die Chromosomenzahl in den Furchungskernen etwa 20—24. Ich betone ausdrücklich, daß dieser Kern vollständig in dem Schnitt liegt, so daß also nicht im Nachbarschnitt noch weitere Chromosomen zu suchen wären.

Die Furchungskerne liegen anfangs mehr im vordern Teile des Eies, später verteilen sie sich im ganzen Dotter und wandern dann, unter weiterer Vermehrung, größtenteils an die Eiperipherie, um dort das Blastoderm zu bilden. Es scheint, daß von vornherein an die Ventralseite, da wo der Keimstreif sich anlegt, mehr Kerne hingelangen als an andere Teile der Eioberfläche. Im Blastoderm und im Keimstreif findet man zahlreiche Mitosen. Sowohl die Spindeln wie die Chromosomen haben ein anderes Aussehen gewonnen. Die Chromosomen sind jetzt schleifenförmig und zugleich bedeutend größer als während der Furchungsstadien. In der Äquatorialplatte liegen sie sehr dicht beieinander, und es ist hier schwerer als bei allen frühern Mitosen, ihre Zahl zu bestimmen. Doch geht meiner Ansicht nach aus der in Fig. 11 abgebildeten Äquatorialplatte mit Sicherheit hervor, daß auch jetzt noch nicht mehr als 20—24 Chromosomen vorhanden sind. Die Spindeln laufen jetzt an den Polen spitz zu und sind ziemlich schlank, während die Furchungsspindeln weit gedrungener erscheinen. In letztern konnte ich niemals, auch bei HEIDENHAIN'scher Färbung nicht, Centriolen bemerken; diese treten aber an den Spindeln im Blastoderm und ihrem Keimstreif

stets mit außerordentlicher Deutlichkeit hervor; auch eine Polstrahlung ist sehr deutlich entwickelt (Fig. 12). Allerdings kann man beides nicht beobachten, wenn mit Hämatoxylin-Pikrokarmin gefärbt wurde. PETRUNKEWITSCH, der hauptsächlich letztere Methode anwandte, zeichnete in den Mitosen der Blastodermzellen keine Centrosomen (1901, fig. 17). HENKING gibt ebenfalls nichts Genaueres darüber an; er bemerkt nur, daß bei den Furchungszellen parthenogenetischer Eier Strahlungen geringer entwickelt seien als in den befruchteten Eiern derselben Art. Dagegen hebt DONCASTER (1906) hervor, daß bei den Teilungen der Dotter- und Blastodermkerne parthenogenetischer Tenthredinideneier deutliche Centrosome aus einem Centralkorn und einem hellen Hof zu beobachten sind. Diese beiden Bestandteile konnte ich in den Spindeln der Blastodermkerne von *Formica* nicht finden, doch dürfte eine speziell darauf gerichtete Untersuchung vielleicht ein anderes Resultat ergeben.

Ich muß an dieser Stelle erwähnen, daß eine Anzahl von Arbeiterinneneiern verschiedener Stadien einen zweifellos anormalen Entwicklungsgang eingeschlagen hatten. So kommt es verhältnismäßig oft nicht zur Ausbildung eines Blastoderms, sondern die Furchungskerne bleiben zu wenigen, großen Klumpen zusammengeballt und zeigen dann häufig eine schlechte Färbbarkeit. Manchmal liegen diese Klumpen in einer strahligen Protoplasmamasse, oder eine solche findet sich vor, ohne daß sie irgendwelches Chromatin enthält. Zuweilen hatte ich zuerst beinahe den Eindruck gewonnen, als ob hier polysperm befruchtete Eier vorlägen; aber ich konnte bei genauerer Prüfung niemals ein Spermatozoon darin finden, und diese Eier zeigten auch sonst immer ein anormales Verhalten. In den Furchungsmitosen haben die Chromosomen ab und zu ebenfalls sehr abweichende Gestalt. Fig. 9 ist einem Arbeiterinnenei entnommen, das zwei in Teilung befindliche Furchungskerne enthält. Die abgebildete Spindel liegt, wie zu erwarten, im Eiinnern, innerhalb eines Plasmahofes; sie ist auffallend groß, besonders wenn man sie mit der ersten Furchungsspindel des befruchteten Eies (Fig. 23) vergleicht. Sie erscheint fast kuglig, Centrosomen sind nicht vorhanden. Man kann in ihr etwa 20 Chromosomen erkennen, von denen einige, die am deutlichsten zu sehen sind, abgebildet wurden. Diese Chromosomen sind ebenfalls ganz auffallend groß und zeigen die bekannte Form, die man bei der heterotypischen Teilung findet. Auch kann man deutliche Größenunterschiede feststellen. In der andern nicht abgebildeten Spindel ist das Chromatin vollkommen

staubförmig verteilt; außerdem sieht man in ihr einige größere Chromatinmassen. Die Verschiedenheit beider Spindeln unter sich und von den gewöhnlich zu beobachtenden Teilungsfiguren dürfte zur Genüge beweisen, daß es sich hier um etwas Anormales handelt. Im übrigen ist das betreffende Ei, besonders in bezug auf die Richtungskerne, vollkommen normal ausgebildet. Es scheint also, daß pathologische Veränderungen der *Formica*-Eier unter Umständen, zuerst wenigstens, nur am Chromatin in Erscheinung treten und zu einer Art von Hypertrophie desselben führen können.

Diese Beobachtungen stehen in Einklang mit denen HENKING's an *Lasius*; insbesondere konnte HENKING ebenfalls feststellen, daß das Chromatin in den Kernen parthenogenetischer *Lasius*-Eier ein anormales Aussehen zeigen kann. Doch kann das keineswegs als Regel gelten. Viele der Eier, die Herr Dr. v. BUTTEL-REEPEN mir als parthenogenetische Arbeiterinneneier zusandte, hatten sich vollkommen normal bis zu späten Embryonalstadien entwickelt. Ich möchte noch erwähnen, daß einige Eier von Fäden durchzogen sind, die ich als Pilzhyphe auffasse; dieselben liegen nicht frei im Dotter, sondern innerhalb eines Plasmastranges.

Wie verhalten sich unterdessen die Richtungskerne, also der erste Richtungskern, den wir verlassen hatten, als er im Begriff stand, sich zu teilen, und die periphere Hälfte der zweiten Richtungsspindel? Wie sie aussahen auf dem Stadium mit zwei Furchungskernen, haben wir schon besprochen (Fig. 8). Auf allen spätern Stadien, wo die Richtungskerne überhaupt zu sehen sind, haben sie etwa dasselbe Aussehen wie in Fig. 8; stets liegt der zweite Richtungskern nahe an der Eioberfläche. Die Teilungsspindel des ersten Richtungskernes ist noch längere Zeit unverändert zu sehen. In einigen Präparaten aber, wo schon ziemlich viele Furchungskerne vorhanden sind, ist der erste Furchungskern sehr undeutlich geworden, da seine Chromosomen sich nur noch schwach färben und die Spindelfasern kaum noch zu erkennen sind. Ein Fortschritt in seiner Teilung ist unterdessen nicht eingetreten. Man kann daraus wohl mit Sicherheit schließen, daß der erste Richtungskern bzw. seine Teilungsspindel allmählich degeneriert. Auf spätern Stadien war von ihm nichts mehr zu sehen. Der zweite Richtungskern verschwindet noch früher; wenn der erste noch sehr gut sichtbar ist, kann man den zweiten kaum noch von dem umgebenden Plasma unterscheiden, oder er ist schon ganz geschwunden. Auch vom Richtungsplasma ist zu der Zeit, wenn die Furchungskerne zur

Eioberfläche wandern, nichts mehr zu erkennen. Dasselbe ebenso wie die beiden Spindeln wären nicht zu übersehen, wenn sie vorhanden wären, da sie sich stets in den vordersten Querschnitten durch den Embryo finden müßten. Außerdem sind zu der Zeit, wo die Richtungskerne verschwunden sind, am vordern Eiende keine Kerne vorhanden, die sich von ihren Nachbarn irgendwie auffällig unterscheiden und von denen man mit einigem Grund vermuten könnte, daß sie von den Richtungskernen abstammen.

In den parthenogenetisch sich entwickelnden Arbeiterinneneiern von *Formica sanguinea* beginnt sich also der erste Richtungskern zu teilen; die Teilung wird aber nicht durchgeführt, und es findet auch keine Verschmelzung zweier Richtungskerne statt. Beide Kerne gehen vielmehr zugrunde.

Im weiblichen Vorkern, also auch im Furchungskern, sind ca. 24 Chromosomen vorhanden; ebensoviel sind in den spätern Furchungsstadien und in den Kernen des Blastoderms nachzuweisen. Eine Verdopplung der Chromosomenzahl ist also nicht festzustellen. In den ersten Furchungsspindeln gelang es mir nicht, Centriolen nachzuweisen; solche sind aber bei den Mitosen späterer Stadien deutlich vorhanden.

B. Befruchtete Eier.

1. Die Reifungsteilungen.

Die Reifungsteilungen erfolgen in der Hauptsache ebenso wie im parthenogenetischen Ei. In die erste Teilung treten ebenfalls annähernd 24 Chromosomen ein, die sich teilen, sodaß die beiden Tochterkerne wieder 24 Chromosomen erhalten. Die erste Richtungsspindel gegen Ende der Metakinese ist in Fig. 13 abgebildet; an dem einen Pol sind etwa 21 Chromosomen zu zählen, am andern 23. In Wirklichkeit fällt die Spindel in zwei Schnitte. Einmal habe ich allerdings eine erste Richtungsspindel gefunden, ebenfalls im Stadium der Anaphase, mit bedeutend weniger Chromosomen, ich habe 13 bzw. 14 gezählt und abgebildet (Fig. 14). Wie gesagt, diese geringe Chromosomenzahl fand ich in den vielen Präparaten dieser Stadien nur einmal. Als Erklärung wüßte ich nur die Annahme, daß unter Umständen ausnahmsweise die Chromosomen, vielleicht nicht alle, paarweise verschmelzen können. Auch PETRUNKEWITSCH nimmt ja an, daß die verschiedenen Chromosomenzahlen in den Bienen-

eiern bzw. -embryonen (16. 32 und 64) darauf beruhen, daß bald einwertige, bald zwei- oder vierwertige Chromosomen vorliegen. Bei *Formica* dürfte es sich aber sicher nur um einen Ausnahmefall handeln.

Bezüglich der weitem Stadien besteht nun in meinen Präparaten leider eine Lücke: die Vollendung der ersten Richtungsteilung mit Ausbildung eines „Thelyids“, die sich an Fig. 13 anschließen würde, habe ich ebensowenig auffinden können wie die zweite Richtungsteilung. Aber das Resultat der letztern sowie die zur gleichen Zeit begonnene Teilung des ersten Richtungskernes sind unter meinen Präparaten mehrfach vertreten und gestatten einen sichern Rückschluß auf die stattgefundenen Vorgänge. Mehrmals fand ich nämlich in dem Vorderende des Eies im Richtungsplasma einen sich teilenden Kern, im Stadium der Anaphase (Fig. 15); auf jeder Seite der Spindel sind weit über 12 Chromosomen vorhanden. In Fig. 18 ist die Teilung beendet; statt der Spindelfasern findet man eine fast ganz homogene, hellgefärbte Grundsubstanz und darin zwei Chromosomenplatten von der Seite gesehen. Dasselbe Stadium zeigt Fig. 17a u. b, aber die beiden Chromosomenplatten in Polansicht. Sie liegen in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten, und ich konnte die Chromosomenzahl in jeder mit ziemlich großer Sicherheit auf 24 bestimmen. Fig. 19 stellt ebenfalls eine der beiden Tochterplatten von einem andern Ei dar; hier sind die Chromosomen aber nicht mehr gesondert. Die im Vorstehenden besprochene Spindel halte ich für den in Teilung befindlichen ersten Richtungskern, da ich in allen diesen Präparaten 1. den weiblichen Vorkern und 2. einen Kern, der als zweiter Richtungskern aufzufassen ist, fand.

Fig. 15 ist aus zwei Schnitten kombiniert, im vordern Schnitt liegt die dicht neben dem sich teilenden ersten Richtungskern gezeichnete Chromatinmasse, die eine körnige Struktur zeigt. Ein etwas lockreres Gefüge zeigt eine ähnlich gelagerte Chromatinmasse aus einem andern Präparat (Fig. 16). Und schließlich sieht man in Fig. 18 neben dem geteilten ersten Richtungskern noch einen Kern im Ruhestadium. In der mit einer Membran versehenen Kernvacuole ist das Chromatin in Form von zackigen Flecken verteilt. Ein noch älteres Stadium desselben Kernes ist in Fig. 20 dargestellt. Hier ist der Kern sehr groß geworden; er besitzt eine deutliche Kernmembran, das Chromatin ist in Form von feinen, verästelten Strängen in dem Kernraum verteilt. Doch läßt sich Genaueres über die Anordnung des Chromatins kaum aussagen. Sehr auffällig sind die zahlreichen, verhältnismäßig großen und dunkelgefärbten, ganz

homogenen Nucleolen. Ihr verschiedener Ton soll ausdrücken, daß sie nicht alle in derselben Ebene liegen. Was noch auffallender ist, ist das, daß ihre Zahl auf 24 bestimmt werden konnte. Die im Vorstehenden beschriebenen Kerne können nichts anderes sein als verschiedene Stadien des sich zu einem bläschenförmigen Kern umbildenden zweiten Richtungskernes.

Der weibliche Vorkern ist in allen diesen Präparaten schon ausgebildet und im Begriff mit dem männlichen Vorkern zu verschmelzen; darauf komme ich nachher zurück.

Die im Vorstehenden gegebene Deutung steht im Gegensatz zu der HENKING's. Derselbe nimmt an, daß der bläschenförmige Kern der periphere Tochterkern des ersten Richtungskernes ist und daß die beiden Chromosomenplatten (etwa der Fig. 18) den zentralen Tochterkern und den zweiten Richtungskern, im Begriff miteinander zu verschmelzen, darstellen. Ich glaube aber, daß die Fig. 15 diese Deutung nicht zuläßt.

Wie steht es mit den Chromosomenzahlen? Die Tochterplatten des ersten Richtungskernes enthalten je 24 Chromosomen. Allgemein wird wohl die Annahme anerkannt, daß die Teilung des Kernes der Oocyte 2. Ordnung ebenso verläuft wie die des ersten Richtungskernes, falls diese überhaupt eintritt. Daher werden wir in dem zweiten Richtungskern und in dem weiblichen Pronucleus ebenfalls 24 Chromosomen voraussetzen dürfen. Dafür spricht Folgendes: Der zweite Richtungskern in Fig. 16 besteht aus Chromatinbrocken, die so weit gesondert sind, daß eine schätzungsweise Bestimmung ihrer Zahl möglich ist: Es sind sicher erheblich mehr als 12 vorhanden. Außerdem ist die mit der voranzusetzenden Zahl von 24 Chromosomen übereinstimmende Zahl von 24 Nucleolen im zweiten Richtungskern auffallend. Ferner sind, wie im voraus bemerkt sei, auch im weiblichen und männlichen Vorkern je etwa 24 Nucleolen zu zählen. Daher ist es mindestens wahrscheinlich, daß in diesen Kernen so viele Chromatineinheiten vorhanden sind. HENKING beobachtete übrigens bei *Lasius* diese Nucleolen ebenfalls, und in dem Kern, den ich für den zweiten Richtungskern halten möchte, zählte er entsprechend der reduzierten Chromosomenzahl gegen 10 Nucleolen. Alles Gesagte zusammengehalten, dürfte es als sicher gelten können, daß auch im befruchteten Ei von *Formica* der weibliche Vorkern etwa 24 Chromosomen enthält.

2. Einiges über die Befruchtung und das weitere Verhalten der Richtungskerne.

Über die Befruchtung kann ich zu dem, was HENKING von *Lasius* berichtet hat, kaum etwas Neues hinzufügen. Die Spermastrahlung tritt zu der Zeit auf, wenn die erste Richtungsteilung sich ihrem Ende naht. Vorher ist es, wie auch PETRUNKEWITSCH vom Bienenei angibt, nur unter günstigen Umständen möglich, das eben eingedrungene Spermatozoon aufzufinden. Die allmähliche Umwandlung des Spermatozoonkopfes in den bläschenförmigen männlichen Vorkern vermochte ich wegen Mangels geeigneter Stadien nicht zu verfolgen. In Fig. 21 liegen die beiden Vorkerne inmitten einer mächtigen, etwa das vordere Drittel des Eies einnehmenden Plasmastrahlung, von welcher natürlich nur der kleinste Teil abgebildet ist. Die beiden Vorkerne sind einander sehr ähnlich, nur ist der eine etwas kleiner als der andere. Welches der männliche und welches der weibliche ist, läßt sich nicht entscheiden. Beide sind bläschenförmig, haben eine deutliche Membran, ihr Chromatin erscheint im Kernraum in Form von unregelmäßigen Strängen angeordnet. Außerdem sieht man zahlreiche Nucleolen von demselben Aussehen wie im zweiten Richtungskern. Die Kerne fallen nur zum Teil in diesen Schnitt; zählt man die Nucleolen aus dem andern Schnitt hinzu, so findet man, daß wie im zweiten Richtungskern auch in jedem Vorkern etwa 24 Nucleolen vorhanden sind. Die auffallende Erscheinung, daß, wie Fig. 20 und 21 zeigt, die beiden Vorkerne so sehr dem zweiten Richtungskern gleichen, hat auch HENKING ausdrücklich betont (nur faßt er letztern anders auf). Die Übereinstimmung der Zahl der Nucleolen mit der der Chromosomen ist von Interesse für die Auffassung, daß die Chromosomen im ruhenden Kern als mehr oder weniger gut abgegrenzte Einheiten erhalten bleiben. Bei vielen Objekten ist das bekanntlich sehr deutlich, indem die Chromosomen dort sich zu den sog. Caryomeren umwandeln. Möglicherweise sind auch die Chromosomen in den drei genannten Kernen von *Formica* voneinander abgegrenzt, sodaß jedes seinen eignen Stoffwechsel und als dessen Resultat seinen eignen Nucleolus hat.

Fig. 22 zeigt, nach einem mit Hämatoxylin gefärbten Präparat, die beiden Vorkerne (nur zum Teil in den Schnitt fallend), ferner 2 Zentralkörner innerhalb eines dunkler gefärbten Hofes und eine davon ausgehende Strahlung.

Den Vorgang der Verschmelzung beider Vorkerne, ferner die Umbildung zur ersten Furchungsspindel konnte ich leider nicht beobachten, wohl aber letztere selbst (Fig. 23). Man wird wohl kaum etwas anderes erwarten können, als daß der männliche Vorkern ebenso wie der weibliche 24 Chromosomen mitbringt, und daher wird man in der Äquatorialplatte 48 Chromosomen voraussetzen dürfen. Das konnte ich insofern bestätigen, als ich in der abgebildeten Spindel weit über 30 Chromosomen abzählen konnte. Die Spindel ist ziemlich gedrunken, und an ihren Polen sieht man Centriole. Diese traten erst hervor, als das vorher mit Hämatoxylin-Pikrokarmin gefärbte Präparat mit Eisenhämatoxylin umgefärbt war. Eine Polstrahlung konnte ich nicht nachweisen. Daß dieses Ei wirklich ein befruchtetes ist, war daran leicht zu erkennen, daß von der Furchungsspindel eine Plasmastrahlung ausging, ganz ebenso wie von den beiden Vorkernen kurz vor ihrer Verschmelzung.

Was das Schicksal der Richtungskerne anlangt, so dürfte man von vornherein voraussetzen, daß sie hier im befruchteten Ei bald zugrunde gehen. Tatsächlich fand ich auch in einem Präparat, wo die beiden Vorkerne anscheinend in Copulation begriffen waren, den sich teilenden ersten Richtungskern nicht mehr, und der zweite Richtungskern war nur noch durch ein undeutliches Bläschen repräsentiert. Anhaltspunkte für die Annahme, daß die Richtungskerne vor ihrem Verschwinden miteinander verschmelzen, konnte ich nicht auffinden.

Allgemeines.

1. Die Reduktion der Chromosomenzahl: In der ersten Furchungsspindel des befruchteten Eies sind annähernd 48 Chromosomen vorhanden, wie oben ausgeführt wurde; diese Zahl stellt also die Normalzahl der Chromosomen von *Formica sanguinea* dar. In der Äquatorialplatte der ersten Reifungsspindel des befruchteten wie des parthenogenetischen Eies finden sich aber nur ca. 24 Chromosomen. Im Hinblick auf die Beobachtungen bei andern Objekten kann es als wahrscheinlich gelten, daß während der Prophase der ersten Reifungsteilung eine „Syndese“ (HÄCKER 1907) je zweier Chromosomen eintritt, wodurch die Pseudoreduktion bewirkt wird. Ich fasse also die 24 Chromosomen der ersten Richtungsspindel als Doppelchromosomen auf, und diese Annahme wird durch die Beobachtung gestützt, daß die Chromosomen vor Beginn der ersten

Reifungsteilung Ringform besitzen. ein Aussehen, das man vielfach bei nachgewiesenermaßen bivalenten, d. h. durch Syndese von zwei Einheiten entstandenen, Chromosomen findet. Bei welchem der beiden Teilungsschritte dann die Trennung der durch Syndese verbundenen Einzelchromosomen, also die Reduktion, eintritt, bei welchem eine Längsspaltung der Einzelchromosomen erfolgt, läßt sich bei *Formica* nicht entscheiden. Aus dem Vorstehenden folgt, daß, wenn überhaupt eine Reduktion eintritt, diese in gleicher Weise im parthenogenetischen wie im befruchteten Ei erfolgt.

Meine Beobachtungen bezüglich der Reduktionsteilung stimmen vollkommen mit denen HENKING's überein. Nur findet HENKING bei *Lasius* viel weniger Chromosomen, nämlich 20 bzw. 10. Dagegen scheint es nach PETRUNKEWITSCH im Bienenei nicht zu einer Pseudoreduction vor der ersten Reifungsteilung zu kommen.

2. Das Schicksal der Richtungskerne: In Übereinstimmung mit HENKING fand ich, daß die Richtungskerne zugrunde gehen, auch im unbefruchteten Ei. Dagegen kann ich die HENKING'sche Beobachtung nicht bestätigen, daß, regelmäßig wenigstens im befruchteten Ei, der zentrale Tochterkern des ersten Richtungskernes mit dem zweiten Richtungskern sich in einer Vacuole mehr oder weniger vollständig vereinigt. Die Gründe sind oben angegeben. Diese Verschiedenheit der Befunde wäre eigentlich ganz unwesentlich, wenn nicht PETRUNKEWITSCH die eingangs erwähnten Beobachtungen gemacht und wenn er nicht (1903, p. 503) die Ansicht geäußert hätte, daß das Auftreten eines später zugrunde gehenden Richtungsopulationskernes möglicherweise die phylogenetische Vorstufe für das Auftreten eines solchen darstellt, der bestimmt ist, die Keimdrüse zu liefern. Ein solcher Richtungsopulationskern existiert bei *Formica sanguinea* nicht, und die Ansicht von PETRUNKEWITSCH findet hier keine Stütze. Damit ist, wie ich ausdrücklich bemerke, nicht behauptet, daß seine Beobachtung unrichtig sei; die Verhältnisse können eben bei Ameisen und Bienen verschieden liegen. Daß ein Richtungsopulationskern entstehen kann, läßt sich jedenfalls nicht bezweifeln, nachdem neuerdings auch DONCASTER einen solchen von den Blattwespen beschrieben hat, ohne im übrigen der Ansicht von PETRUNKEWITSCH zu sein. Andererseits muß darauf hingewiesen werden, daß die gleich zu erwähnenden Beobachtungen von MEVES über die Spermatogenese der Biene sich in keiner Weise mit denen von PETRUNKEWITSCH vereinigen lassen.

3. Die Chromosomenzahl im parthenogenetisch sich

entwickelnden Ei: Die Fälle, in welchen die Bildung von zwei primären Richtungskörpern bzw. Richtungskernen beobachtet wurde, sind in der Einleitung zusammengestellt. Die vorhandenen Angaben, wie es sich dabei mit der Chromosomenzahl verhält, lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: 1. Es findet eine Zahlenreduktion statt; durch Verschmelzung des zweiten Richtungskernes mit dem Pronucleus wird die Normalzahl wiederhergestellt. Das ist von BRAUER (1894) bei *Artemia salina* beobachtet worden, allerdings als Ausnahmefall von dem normalen Verhalten, wo nur ein Richtungskern entsteht. PETRUNKEWITSCH (1902) hält diesen Ausnahmefall aber für eine pathologische Erscheinung. 2. Es findet eine Zahlenreduktion statt; die Normalzahl wird durch spontane Verdopplung der Chromosomen des weiblichen Pronucleus hergestellt. Das gibt HENKING (1892) an von *Lasius niger* und *Rhodites rosae*. Auf die anders lautende theoretische Deutung, welche HENKING (1892, p. 115) für möglich hält, will ich hier der Kürze halber nicht eingehen. 3. Es findet eine Zahlenreduktion statt; es entsteht ein Richtungsopulationskern mit der Normalzahl, von dem sich die Keimzellen ableiten, und außerdem verdoppeln sich in dem Pronucleus die Chromosomen spontan. Das kommt, wie eingangs des nähern ausgeführt, nach PETRUNKEWITSCH (1901 und 1903) im Drohnenei vor. 4. Es findet keine Zahlenreduktion statt; daher ist auch keine Verdopplung der Chromosomenzahl nötig. Das hält DONCASTER (1906) für wahrscheinlich bei mehreren Blattwespen. Allerdings vermißt man dabei Angaben darüber, wie sich befruchtete Eier verhalten. — Bei allen übrigen hierher gehörigen tierischen Objekten, bei *Bombyx mori* (HENKING 1892), bei *Asplanchna priodonta* (v. ERLANGER u. LAUTERBORN 1897), bei *Liparis dispar* (PLATNER 1888) und bei *Bacillus rossii* (v. BAEHR 1907) sind wir nicht genauer darüber orientiert, ob eine Zahlenreduktion bzw. eine Verdopplung der reduzierten Chromosomenzahl eintritt. — Auf botanischem Gebiet sind mehrere diese Frage berührende Angaben vorhanden, doch würde es mich zu weit führen, darauf einzugehen. Ich verweise auf ihre Zusammenstellung durch HÄCKER (1907).

Wie die im Vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen gezeigt haben dürften, verhält sich das parthenogenetische Ei von *Formica sanguinea* anders als die eben besprochenen Objekte: es entwickelt sich, mindestens bis zur Anlage des Keimstreifens, mit reduzierter Chromosomenzahl. Das ist in mehrfacher Hinsicht nicht ohne Bedeutung. Zunächst ist damit nachgewiesen, daß bei

natürlicher Parthenogenese ein Ei sich mit der halben Chromosomenzahl entwickeln kann. Von Eiern, die durch künstliche Eingriffe sich parthenogenetisch entwickeln, ist das durch die Versuche von BOVERI (1902) und Andern schon bekannt. Da aus dem ersten Furchungskern des parthenogenetischen *Formica*-Eies also nur so viel Chromosomen hervorgehen, wie in ihn eingetreten sind, so ist damit wieder ein Glied in der Beweiskette für die Individualitätslehre der Chromosomen gewonnen.

Wenn nun aber die reduzierte Chromosomenzahl sich auf die Dauer im parthenogenetischen *Formica*-Ei erhält, das, wie wir eingangs gesehen haben, sich zu einem Männchen entwickelt, so würde die Folge sein, daß durch die Befruchtung die Chromosomenzahl in den Individuen der Art allmählich sinkt, und das kann natürlich aus naheliegenden Gründen nicht der Fall sein. Im Hinblick darauf ist nun von großem Interesse, daß, wie MEVES (1903 und 1907) zuerst zeigte, die Spermatogenese bei der Honigbiene in eigentümlicher Weise modifiziert erscheint. Nach MEVES stoßen die Spermatocyten 1. Ordnung bei den Drohnen, ebenso wie sonst die Ovocyten 1. Ordnung, nacheinander zwei Richtungskörper aus. „Von diesen besitzt jedoch nur der zweite einen Kern, während der erstere ausschließlich aus Cytoplasma besteht. Bei der Bildung des ersten Richtungskörpers wird die Teilung des Kernes eingeleitet, kommt aber nicht zur Ausführung.“ Ferner bemerkt MEVES, „daß die erste Reifungsteilung bei der Wespe (*Vespa germanica*) in gleicher Weise wie bei der Biene und Hummel vor sich geht, während die zweite zur Bildung zweier gleichgroßer und gleichbeschaffener Tochterzellen führt“. In den Spermatocyten 1. Ordnung der Biene sind nach MEVES 16 Chromosomen vorhanden; eine sogenannte Pseudoreduktion vor der ersten Reifungsteilung unterbleibt. Bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers werden alle 16 Chromosomen geteilt. MEVES zieht daraus folgende Schlüsse: „Die Erklärung für diese Besonderheiten ist offenbar darin zu suchen, daß die Drohne sich aus einem unbefruchtet gebliebenen Ei entwickelt, welches zwei Richtungskörperchen ausgestoßen hat. Sämtliche Zellen, welche von diesem Ei abstammen, also auch die Genitalzellen, müssen demnach reduzierte Kerne, d. h. solche mit der halben Chromosomenzahl und Chromatinmenge besitzen.“ MEVES faßt nun die im Bienenhoden wirklich eintretende, bei der zweiten Knospung vollzogene Teilung der Chromosomen als eine Äquationsteilung auf, während die in Form einer Reduktionsteilung verlaufende unterdrückt ist. Dem-

gemäß besitzen die Spermatozoen der Biene zwar die reduzierte Chromosomenzahl, aber nicht die Hälfte derselben, obwohl die Drohne sich mit der reduzierten Chromosomenzahl entwickelt.

MEVES macht dann auf den Widerspruch zwischen seinen Beobachtungen und denen von PETRUNKEWITSCH aufmerksam. Nach MEVES irrt PETRUNKEWITSCH, wenn er annimmt, daß die normale Chromosomenzahl der Biene 16, die reduzierte 8 ist. Vielmehr beträgt nach MEVES die normale 32, die reduzierte 16; das gehe daraus hervor, daß in die Spermatiden eben 16 Chromosomen eintreten. Da nun in den Spermatogonien die reduzierte Chromosomenzahl vorhanden ist, muß MEVES die Angabe von PETRUNKEWITSCH für unrichtig halten, daß die Spermatogonien sich von einem Richtungs-copulationskern mit der normalen Zahl ableiten. Ferner betrachtet MEVES es ebenfalls für irrtümlich, daß im Furchungskern des befruchteten Eies nach PETRUNKEWITSCH 16 Chromosomen zu zählen sind.

Die den Schlüssen von MEVES zugrunde liegenden Beobachtungen wurden in allen wesentlichen Punkten von MARK und COPELAND (1905 und 1906) bestätigt, und zwar bei der Honigbiene wie bei der Wespe. Das Gleiche fand auch DONCASTER (1906); hinsichtlich der Chromosomenzahl befand er sich zwar in Widerspruch mit den andern Autoren, auch faßte er die wirklich durchgeführte Teilung als eine Reduktionsteilung auf. In einer neuern Mitteilung (1907) nimmt er diese Angaben aber zurück, sodaß nun seine Beobachtungen in vollständigem Einklang mit den andern stehen. Diese auffallende Übereinstimmung aller Beobachtungen über die Spermatogenese der Honigbiene muß es natürlich als wünschenswert erscheinen lassen, daß die Untersuchung über den damit nicht vereinbaren Verlauf der Reifungsteilungen im Bienenei und über die Herkunft der männlichen Keimdrüsen wiederholt wird.

Um nun auf unser Objekt zurückzukommen, so liegt es natürlich außerordentlich nahe, anzunehmen, daß bei *Formica sanguinea* die Spermatogenese ebenso verläuft, wie es MEVES und die andern Autoren von der Biene beschreiben. Allerdings ist es nicht notwendig, daß diese Vermutung sich bestätigt. Denn es liegt immerhin im Bereich der Möglichkeit, daß die reduzierte Chromosomenzahl sich in spätern Stadien der Entwicklung der Ameise spontan verdoppelt, so wie eben nach HENKING die Chromosomenzahl im Furchungskern von *Rhodites* sich verdoppeln soll.

Nun ist aber darauf hinzuweisen, daß in den Kernen späterer

Entwicklungsstadien der Biene, wie PETRUNKEWITSCH gezeigt hat, mehr Chromosomen als in dem Furchungskern vorhanden sind, nämlich 64. PETRUNKEWITSCH erklärt dies als einen Zerfall höherwertiger Chromosomen in ihre Einheiten, und MEVES schließt sich dieser Annahme an. Sie erscheint mir zwar auch als die wahrscheinlichste, aber die andere, hier mögliche Deutung ist nicht einwandfrei widerlegt, daß es sich um eine wirkliche spontane Vermehrung der Chromosomen handelt. Da aber, wie MEVES zeigte, in den Spermatogonien nur 16 Chromosomen vorhanden sind, so scheint dieser Zerfall der Chromosomen in ihre Einheiten oder ihre spontane Vermehrung auf die Somazellen beschränkt zu sein, wie das z. B. auch bei *Ascaris megalocephala* der Fall ist. Daß mehrwertige Chromosomen auch bei der Ameise vorkommen, abgesehen davon, daß sie durch „Syndese“ vor den Reifungsteilungen entstehen, scheint mir deswegen nicht unwahrscheinlich, weil ich einmal in der ersten Richtungsspindel nur etwa die Hälfte der normalerweise beobachteten Zahl von Chromosomen fand. Eine Vermehrung der Zahl in den spätern Embryonalkernen war aber nicht nachzuweisen.

PETRUNKIEWITSCH hat ausgeführt, daß die Zahl der individuell verschiedenen Chromosomen bei der Biene allmählich sinken müsse, wenn die Keimdrüsen von einem Furchungskern sich ableiten, der seine reduzierte Chromosomenzahl durch einfache Längsspaltung der Chromosomen auf die Normalzahl erhöht. Dies würde der WEISMANN'schen Keimplasmatheorie große Schwierigkeiten bereiten. Die Auffassung von PETRUNKEWITSCH, daß die Keimzellen vom Richtungs-copulationskern abstammen, beseitigt diese Schwierigkeiten. Aber wenn die Spermatogenese so verläuft, wie es MEVES angibt, dann würde sich das ebenfalls sehr vollkommen mit der WEISMANN'schen Theorie vereinigen lassen. Von diesem Gesichtspunkt aus ist eine Nachuntersuchung derjenigen Fälle dringend erwünscht, wo im parthenogenetischen Ei eine Zahlenreduktion eintritt, aus demselben aber ein weibliches Tier hervorgeht (*Rhodites*).

An dieser Stelle möchte ich noch darauf hinweisen, daß nach meinen Beobachtungen die Richtungskerne in dem unbefruchteten Arbeiterinnen-Ei ganz anders aussehen als in dem befruchteten, wenn sie auch in beiden schließlich zugrunde gehen. Ich hoffe darüber weitere Untersuchungen anstellen zu können, um festzustellen, ob dieser Unterschied auf dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei oder auf einer Verschiedenheit der Arbeiterinnen- und Königinnen-Eier beruht.

Zum Schlusse sei noch bemerkt: Erhält sich in den parthenogenetisch entstandenen Embryonen wirklich die reduzierte Chromosomenzahl bis zur Beendigung der Entwicklung, also auch noch in den Spermatocyten, so haben wir damit ein Mittel in der Hand, festzustellen, ob die DZIERZON'sche Theorie auch für die Ameisen gilt. Denn da durch biologische Versuche als festgestellt gelten kann, daß unbefruchtete Ameisen-Eier nur Männchen liefern, da ferner in diesen die reduzierte Chromosomenzahl sich erhält, so ist einfach mikroskopisch nachzuweisen, ob in den Zellkernen, also auch in den Spermatocyten aller männlichen Ameisen die reduzierte Chromosomenzahl vorhanden ist oder nicht. Im erstern Fall wäre die Gültigkeit der DZIERZON'schen Theorie für die Ameisen erwiesen, im letztern das Gegenteil.

Freiburg i. Br., den 17. Januar 1908.

Nachschrift.

Wie oben (S. 672) bemerkt wurde, bedarf es einer Aufklärung, wie sich die befruchtungsbedürftigen Eier der Blattwespen verhalten, wenn in den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern derselben, wie DONCASTER (1906) angibt, zwar zwei Reifungsteilungen stattfinden, eine Zahlenreduktion der Chromosomen aber nicht eintritt. Diese Aufklärung gibt DONCASTER in einer mir erst nachträglich bekannt gewordenen Arbeit (Gametogenesis and fertilisation in *Nematus ribesii*, in: Quart. J. microsc. Sc., Vol. 51, 1907). Danach soll in der Spermatogenese die Chromosomenzahl reduziert werden. Dasselbe soll bei einer Anzahl von Eiern eintreten, welche dann befruchtungsbedürftig sind, während bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, wie DONCASTER schon früher angab, beide Reifungsteilungen Äquationsteilungen darstellen. Mit Recht bemerkt DONCASTER, daß dieser Fall bisher ohne Analogon dasteht.

Literaturverzeichnis.

- V. BAEHR, W. B., 1907, Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Bacillus rossii*, in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat., 1907.
- BLOCHMANN, F., 1886, Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen, in: Festschr. nat. Ver. Heidelberg (500jähr. Best. d. Ruperto-Carola).
- , 1887, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern, in: Morphol. Jahrb., Vol. 12.
- , 1889, Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern, *ibid.*, Vol. 15.
- BOVERI, TH., 1902, Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, (N. F.), Vol. 35.
- , 1904, Die Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.
- BRAUER, A., 1894, Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 43.
- V. BUTTEL-REEPEN, H., 1903, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig 1903.
- , 1904, Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 14. Vers.
- CARRIÈRE, J. und O. BÜRGER, 1897, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* FABR.) im Ei, in: Nova Acta Leopold.-Carol. Acad. Nat., Vol. 69, No. 2.
- DONCASTER, L., 1904, On the early development of the unfertilized egg in the sawfly, *Nematus ribesii*, in: Proc. Cambridge phil. Soc., Vol. 12.
- , 1906, On the maturation of the unfertilized egg and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae (Saw-flies), in: Quart. J. microsc. Sc., Vol. 49.

- DONCASTER, L., 1906, Spermatogenesis of the Hive Bee (*Apis mellifica*), in: *Anat. Anz.*, Vol. 29.
- , 1907, Spermatogenesis of the Honey Bee (*Apis mellifica*), Correction., in: *Zool. Anz.*, Vol. 31.
- V. ERLANGER, R. und R. LAUTERBORN, 1897, Über die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei (*Asplanchna priodonta*), in: *Zool. Anz.*, Vol. 20.
- FIELDE, A. M., 1905, Observations on the progeny of virgin ants, in: *Biol. Bull.*, Vol. 9, No. 6.
- HÄCKER, VALENTIN, 1907, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger, in: *Ergeb. Fortschr. Zool.*, Vol. 1.
- HENKING, H., 1892, Untersuchung über die ersten Entwicklungsvorgänge in Eiern der Insekten. III. Specielles und Allgemeines, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 54.
- LENSSEN, 1898, Contribution à l'étude du développement et de la maturation des oeufs chez l'*Hydatina senta*, in: *Cellule*, Vol. 14.
- MARK, E. L. and M. COPELAND, 1906, Some stages in the spermatogenesis of the honey bee, in: *Proc. Amer. Acad. Sc.*, Vol. 42.
- , 1907, Maturation stages in the spermatogenesis of *Vespa maculata* Linn., *ibid.*, Vol. 43.
- MEVES, FR., 1903, Über „Richtungskörperbildung“ im Hoden von Hymenopteren, in: *Anat. Anz.*, Vol. 24.
- , 1907, Die Spermatocyteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 70.
- PAULCKE, WILH., 1899, Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen, in: *Anat. Anz.*, Vol. 16.
- PETRUNKEWITSCH, ALEX., 1901, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienen- und Wespen-Ei, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 14, Anat.
- , 1902, Die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 21.
- , 1903, Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. — Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Parthenogenese, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 17, Anat.
- , 1904, Natürliche Parthenogenese, *ibid.*, Suppl. 7 (Festschr. WEISMANN).
- , 1905, Natural and artificial parthenogenesis, in: *Amer. Natural.*, Vol. 39.
- PLATNER, G., 1888, Die erste Entwicklung befruchteter und unbefruchteter Eier von *Liparis dispar*, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 8.
- REICHENBACH, H., 1902, Über Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern, *ibid.*, Vol. 22.

- TICHOMIROW, A., 1880, Über den Bau der Sexualdrüsen und die Entstehung der Sexualprodukte bei *Bombyx mori*, in: Zool. Anz., Jg. 3.
- , 1888, Nochmals über Parthenogenesis bei *Bombyx mori*, *ibid.*, Jg. 11.
- WEISMANN, A., 1886, Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern, *ibid.*, Jg. 9.
- WEISMANN, A. und ISHIKAWA, 1889, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat.
- WEISMANN, A., 1900, Über die Parthenogenese der Bienen, in: Anat. Anz., Vol. 18.
- , 1904, Vorträge über Descendenztheorie, 2. Aufl., Jena.
- WHEELER, W. M., 1903, The origin of female and worker ants from the eggs of parthenogenetic workers, in: Science (N. S.), Vol. 18.
-

Erklärung der Abbildungen.

Abbildungen entworfen mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparats. Zeichentisch in Objekttischhöhe. Tubuslänge 160 mm. ZEISS' Apochr. hom. Öl-Immers. 1,5. Kompensat.-Okular 12 (nur Fig. 5 und 8 mit Kompensat.-Okular 4).

Tafel 36.

Arbeiterinneneier.

Fig. 1. Kern der Ovocyte 1. Ordnung in Vorbereitung zur Teilung.

Fig. 2. Äquatorialplatte der 1. Richtungsspindel in Polansicht.

Fig. 3. 1. Richtungsspindel gegen Ende der Metakinese.

Fig. 4. Teilungsspindel des 1. Richtungskernes und 2. Richtungsspindel (nur einige der Chromosomen angegeben).

Fig. 5a und 5b. Dasselbe (aus dem 8. und dem 10. Querschnitt der Serie).

Fig. 6a und 6b. Dieselben Spindeln wie in Fig. 5 vergrößert.

Fig. 7a. Teilungsspindel des 1. Richtungskernes und 2. Richtungskern, getrennt durch das „Thelyid“. Abbildung aus 2 Schnitten kombiniert.

Fig. 7b. Pronucleus, aus demselben Präparat wie Fig. 7a.

Fig. 8. Teilungsspindel des 1. Richtungskernes, 2. Richtungskern (peripher gelagert) und die 2 ersten Furchungskerne. Abbildung aus 2 Schnitten kombiniert.

Fig. 9. Teilungsspindel eines der beiden ersten Furchungskerne; abnorm.

Fig. 10. Äquatorialplatte eines spätern Furchungsstadiums.

Fig. 11. Äquatorialplatte einer Blastodermzelle.

Fig. 12. Spindel aus dem Blastoderm.

Tafel 37.

Befruchtete Eier.

- Fig. 13. 1. Richtungsspindel.
Fig. 14. 1. Richtungsspindel mit weniger Chromosomen als normal.
Fig. 15. Teilungsspindel des 1. Richtungskernes und 2. Richtungskern. Abbildung aus 2 Schnitten kombiniert.
Fig. 16. 2. Richtungskern.
Fig. 17a und 17b. Tochterplatten des 1. Richtungskernes. Aus demselben Präparat wie Fig. 16.
Fig. 18. Geteilter 1. Richtungskern und der 2. Richtungskern. Aus 2 Schnitten kombinierte Abbildung.
Fig. 19. Ein Tochterkern des 1. Richtungskernes; der andere (nicht abgebildete) besteht noch aus gesonderten Chromosomen.
Fig. 20. 2. Richtungskern, späteres Stadium.
Fig. 21. Die beiden Vorkerne.
Fig. 22. Dasselbe. Das Centrosom sichtbar.
Fig. 23. 1. Furchungsspindel.
-

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Araneinen.

Die Entwicklung der äussern Form und Segmentierung.

Von

P. Wallstabe.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 38–39 und 6 Abbildungen im Text.

Die Hauptaufgabe der hier mitgeteilten Untersuchungen soll darin bestehen, ein möglichst vollständiges Bild von der Entwicklung der äußern Form einer Spinne zu geben. Dies erscheint als ein notwendiges Desiderat besonders im Hinblick auf die spätern Entwicklungsstadien, in welchen der langgestreckte Keimstreifen in die gedrungene Form des ausgebildeten Tieres übergeht. Die bis jetzt von der Spinnenentwicklung gegebenen Darstellungen lassen nicht zur Genüge erkennen, wie diese Vorgänge verlaufen. Für das Studium und Verständnis der äußern Entwicklungsvorgänge war es bis zu einem gewissen Grade nötig, auch die entsprechenden innern Entwicklungsvorgänge in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen. Es waren also nicht nur die Oberflächenbilder zu studieren, sondern es mußte auch eine ziemlich große Anzahl von Schnittserien der in Frage kommenden Stadien hergestellt werden.

Als geeignetes Objekt erwies sich *Agelena labyrinthica*, die ja auch schon frühern Forschern auf diesem Gebiet als Untersuchungsobjekt gedient hat; ich brauche in dieser Hinsicht nur an die ausgezeichneten Untersuchungen von BALFOUR zu erinnern.

Material und Untersuchungsmethoden.

Agelena labyrinthica kommt, wie auch sonst in Deutschland, in der Umgebung Marburgs an sonnigen Stellen, an Waldesrändern häufig vor. Die Nester mit den Kokons fanden sich an Ginster, Wachholder oder jungen Tannen und zwar für gewöhnlich in einer Höhe von ca. 1 m. Nester, welche sich dicht auf der Erde befanden, enthielten keine Kokons; sie gehörten entweder Männchen oder jungen, noch nicht geschlechtsreifen Tieren an. Die ersten mit Eiern gefüllten Kokons traten Anfang August auf. *Agelena labyrinthica* spinnt um den die Eier enthaltenden rundlichen Kokon von feinerer Struktur einen zweiten größeren und widerstandsfähigern. Letzterer hat die Gestalt eines vieleckigen Körpers und wird mit seinen Ecken sehr dauerhaft in dem Gang des Nestes befestigt. Beim Herausnehmen des Kokons entflieht das Weibchen in den meisten Fällen. Was die Zahl der Eier in einem Kokon betrifft, so fand ich im Maximum 70—80, oft weniger, jedoch nie mehr.

Wie bei *Dolomedes*, so findet auch bei *Agelena* eine zweite Eiablage statt, während sie jedoch bei jener erst nach 5—7 Wochen eintritt, fand ich bei *Agelena* schon ca. 14 Tage, nachdem ich die ersten Eier bemerkt hatte, in den Nestern neben dem größeren einen kleinern Kokon, welcher nur bis zu 20 Eier enthielt. Der kleinere Kokon lag in der gleichen äußern Schutzhülle, welche für den zuerst verfertigten Kokon angelegt war. Seine Eier waren in der Entwicklung gegenüber den andern bedeutend zurück, entsprechend eben der spätern Ablage. Da ich während der Zeit, wo ich mein Material sammelte, und auch schon kurze Zeit vorher, nie ein Männchen in der Nähe des Aufenthaltsorts der Weibchen gesehen habe, trotz eifrigen Suchens, so halte ich eine zweite Befruchtung auch für vollkommen ausgeschlossen. Die zweite Eiablage scheint eine normalerweise sich vollziehende zu sein, da ich sie von einem gewissen Zeitpunkt an immer vorfand.

Als Konservierungsflüssigkeit wurde hauptsächlich heiße ZENKERsche Lösung verwendet, nachdem verschiedene Konservierungsmittel, besonders auch Osmiumgemische, ausprobiert worden waren. Die Eier verblieben etwa 2 Stunden in der langsam erkaltenden Flüssigkeit. Gewöhnlich zersprang das Chorion von selbst; wo es nicht der Fall war, wurde es vorsichtig mit einer Nadel angebohrt, um ein vollständiges und möglichst schnelles Eindringen der Konservierungsflüssigkeit zu erreichen. Darauf wurden die Eier in 40% Alkohol

gut ausgewaschen und in 60% überführt. Diesem war etwas Iodtinktur hinzugefügt. In dieser Lösung blieben die Eier längere Zeit, etwa bis zu 20 Stunden liegen. Hierauf wurden sie in 96% Alkohol überführt und in diesem bis zur weiteren Behandlung aufbewahrt. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und Eosin. Differenziert wurde ersteres mit Salzsäure- und Ammoniakalkohol, letzteres mit Alkohol absolutus.

Wie erwähnt, wurde der Feststellung der äußern Umgestaltungen in den verschiedenen Entwicklungsstadien eine ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Das Studium der Oberflächenbilder erfolgte zum Teil am ganzen Ei mit Hilfe des Präpariermikroskops und der ZEISS'schen Doppellupe oder bei Mikroskopvergrößerung, zum Teil an abpräparierten Keimstreifen, wie sie auch PAPPENHEIM in seiner Arbeit über *Dolomedes fimbriatus* untersuchte. Nachdem die betreffenden Embryonen genügend in 40% Alkohol erweicht waren, wurde der Keimstreifen vorsichtig von dem Dotter befreit, was leicht gelang. Nachher wurde er in geeigneter Weise als mikroskopisches Präparat hergerichtet.

I. Die Entwicklung der äußern Form.

Das jüngste Stadium, von dem bei diesen Untersuchungen ausgegangen werden soll, zeigt Fig. 1 auf Taf. 38. An dem rundlichen Ei lagert sich auf den Dotter, welcher noch die Hauptmasse des Eies ausmacht, der Keimstreifen auf. Er besteht aus 2 größern, am Vorder- und Hinterende gelegenen und 5 kleinern Segmenten. Erstere stellen den Kopf- (*k*) und Schwanzlappen (*s*) dar, letztere lassen sich in diesem Stadium noch nicht bestimmen. Die einzelnen Segmente werden voneinander durch Intersegmentalfurchen getrennt. Diese kommen dadurch zustande, daß an den betreffenden Stellen das Ectoderm weniger dick ist und so der Dotter leicht durchschimmert. Dazu kommt noch der Einfluß des unterhalb des Ectoderms gelegenen Mesoderms, welches sich entsprechend der angedeuteten Segmentierung gleichfalls in einzelne Abschnitte zu scheiden beginnt und durch stärkere Anhäufung unter dem Ectoderm die Segmente über das Oberflächenniveau hervortreten läßt. An dem einen Ende des Keimstreifens sieht man eine kleine Erhöhung (Fig. 1 *cpr*). Es scheint mir, als ob dieselbe dem Cumulus primitivus der Autoren entspräche, welcher also in diesem Stadium noch erhalten wäre. Da nun der Primitivhügel nach der Ansicht der

meisten Forscher beim Aufbau des Schwanzlappens Verwendung finden soll, so hätten wir in diesem Teile des Embryos das Abdomen zu sehen. Eine sichere Entscheidung darüber muß indessen speziell auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen überlassen werden.

Erst auf dem nächsten Stadium (Fig. 2 u. 3) ist dann eine genaue Bestimmung der einzelnen Segmente möglich. Ihre Zahl hat sich vermehrt, und an einigen von ihnen sind bereits Extremitätenanlagen aufgetreten. Die Anordnung der letztern bildet die Grundlage für die Beurteilung des morphologischen Wertes der einzelnen Segmente. Wir unterscheiden im ganzen 5 extremitätentragende Segmente; nach dem einen Ende des Keimstreifens hin wird dieser Komplex durch 1, nach dem entgegengesetzten durch 2 Segmente begrenzt. Da nun ferner aus dem Vergleich mit spätern Stadien sich ergibt, daß die vorhandenen Extremitätenanlagen denen des Cephalothorax entsprechen, so muß nach der Seite hin, wo nur noch 1 Segment, eben das Chelicerensegment, sich vor das vordere Endsegment einschiebt, die Kopfregion liegen, während die am entgegengesetzten Ende gelegenen 2 Segmente Abdominalsegmente darstellen müssen. Die bereits erwähnten Extremitätenanlagen erscheinen uns als kleine knopfförmige Ectodermerhöhungen, aus denen die Pedipalpen (*II*) und die 4 Gangbeine (*III—VI*) hervorgehen. Die Vermehrung der Segmente hat auch bewirkt, daß der Keimstreifen an Längenausdehnung zugenommen hat, sodaß seine beiden Enden, Kopf- (*k*) und Schwanzlappen (*s*) auf der Dorsalseite einander bedeutend näher gerückt sind. Außerdem hat der bisher stark in die Breite ausgedehnte Keimstreifen eine Konzentration nach der Medianebene hin erfahren und erscheint nun stärker über die Dotteroberfläche emporgewölbt, wie es Fig. 3 in einer Ansicht von hinten deutlich veranschaulicht.

In dem etwas ältern Stadium, von welchem die Figg. 4 u. 5 ein Bild geben, sind zu den bisher vorhandenen 8 Segmenten noch 3 neue hinzugetreten, indem sie sich zwischen den Schwanzlappen und die bereits vorhandenen Abdominalsegmente einschoben. Der Kopfappen (*k*) hat sich jetzt etwas verbreitert und ist nun deutlich durch seine ganze Gestalt von dem ihm bisher ähnlichen Schwanzlappen (*s*) zu unterscheiden. Auch beginnt er schon jetzt eine zweilappige Form anzunehmen. An dem 1. Thoracalsegment sind die Chelicerenanlagen (*I*) neu hinzugekommen, besitzen aber entsprechend ihrer spätern Ausbildung einen etwas geringern Umfang

als die übrigen Extremitäten. Letztere beginnen sich zu gliedern, indem sich gegenüber einem stielartigen Basalglied ein rundes Endglied durch eine leichte Ringfurche absetzt. Die Thoracalsegmente haben sich kaum verändert, bis auf ihre mediane Spaltung durch die Medianfurche (*md*), welche namentlich in der ventralen Flächenansicht deutlich hervortritt und welche, wie Fig. 5 zeigt, sich auch bereits in die Abdominalanlagen hinein erstreckt. Die Medianfurche spaltet den Keimstreifen in 2 seitliche Hälften, zwischen denen die nur von einer dünnen Zellenlage überzogene Dotteroberfläche hervortritt. Die Spaltung betrifft außer dem Cephalothorax noch die 4 ersten Abdominalsegmente, das 5. ist ebenso wie der Schwanzlappen von ihr noch nicht betroffen. Die Zahl der Abdominalsegmente beträgt jetzt 5, von denen das erste (*I*) beträchtlich kleiner erscheint als die übrigen. Vielleicht hängt dies mit dem spätern gänzlichen Verschwinden dieses Segments zusammen.

Auf dem nächsten Stadium (Fig. 6 u. 7) hat sich die Zahl der Segmente wieder vergrößert, und zwar ist wieder ein neues Segment im Abdomen hinzugetreten. Es sind also jetzt vorhanden je 1 Segment der Cheliceren (*I*) und Pedipalpen (*II*), 4 des Thorax (*III—VI*) und 6 des Abdomens (*1—6*). Hierzu kommen noch Kopf- (*k*) und Schwanzlappen (*s*). Die Extremitäten des Cephalothorax, welche gegen das vorhergehende Stadium etwas gewachsen sind, weisen 2 Glieder auf, und nur die Chelicerenanlage (*I*) ist eingliedrig. Sämtliche Gliedmaßen bedecken die Intersegmentalfurche, welche ihr zugehöriges Segment von dem nächstfolgenden trennt. Am Abdomen sind einige Veränderungen aufgetreten. Das vom Schwanzlappen (*s*) neu abgetrennte 6. Segment erscheint etwas schmaler als die vorhergehenden und schiebt sich bandförmig zwischen dem 5. Abdominalsegment (*5*) und dem Schwanzlappen (*s*) ein. Die Medianfurche, welche beim vorigen Stadium nur bis zum 4. Segment reichte, hat sich weiter ausgedehnt und erstreckt sich bis zum soeben gebildeten 6., in das sie schon etwas hineinragt. Der Schwanzlappen ist noch einheitlich. Die wichtigste Veränderung am Abdomen gegenüber dem vorhergehenden Stadium besteht in dem Auftreten von Extremitätenanlagen, welche sich auf den 2. und 3. Abdominalsegmenten in Form kleiner knopfförmiger Erhebungen bemerkbar machen. Von diesen Gebilden wird später, nachdem die Bildung der übrigen Extremitätenpaare betrachtet worden ist, und zumal auch bei Besprechung der Literatur noch weiter die Rede sein.

Wir betrachten zunächst das durch die Figg. 8 u. 9 dargestellte

Stadium. Der Keimstreifen hat seine größte Längserstreckung erreicht, Kopf- und Schwanzlappen berühren sich nahezu auf der dorsalen Seite. Die endgültige Zahl der Segmente ist jetzt ausgebildet. Der Kopflappen ist zweilappig, was auf der Fig. 8 leicht angedeutet ist. Auf ihm senkt sich jetzt an bestimmten Stellen das Ectoderm ein, wodurch auf jeder Hälfte 2 Gruben zustande kommen, welche man als Scheitelgrube (*sg*) und Seitenblase (*sb*) bezeichnet hat. Beide finden beim Aufbau des Gehirns Verwendung. Die Keimstreifenhälften der Cephalothoraxregion beginnen immer mehr auseinanderzuweichen unter steter Verbreiterung der Medianfurche. Zugleich hat letztere auch in der Längsrichtung weiter zugenommen, sie erstreckt sich fast über den ganzen Embryo, und nur Kopf- und Schwanzlappen hängen noch zusammen, wobei indessen die Medianfurche in den letztern hineinragt. Die Cephalothoraxextremitäten besitzen nun bereits eine größere Zahl von Gliedern, nämlich deren 4, und nur die Chelicerenanlage ist noch eingliedrig. Vom Schwanzlappen haben sich gegen das vorige Stadium 2 neue Segmente abgetrennt, nämlich das 7. und 8. Abdominalsegment. Der Keimstreifen hat nun, wie vorher schon angedeutet wurde, seine endgültige Zahl von Segmenten erreicht. Infolge der erneuten Abschnürungen hat der Schwanzlappen an Größe beträchtlich abgenommen. Hinsichtlich ihrer Breitenerstreckung weisen die beiden Keimstreifenhälften des Abdomens in ihrer Mitte eine starke Anschwellung auf, deren weiteste Ausdehnung im 3. und 4. Abdominalsegment liegt und die am geringsten im 7. und 8. Segment ausgeprägt ist. An dem 4. und 5. Abdominalsegment sind nun gleichfalls rudimentäre Extremitäten wie an dem 2. und 3. aufgetreten. An den übrigen Segmenten ist von ähnlichen Gebilden weder jetzt noch später etwas zu bemerken, sodaß ich glaube, mit Sicherheit behaupten zu dürfen, daß bei *Agelena labyrinthica* nur 4 Abdominal-extremitäten angelegt werden.

Das durch die Medianfurche bewirkte Auseinanderweichen der beiden Keimstreifenhälften wird noch bedeutend verstärkt auf dem folgenden Stadium (Fig. 10 u. 11), sodaß nun bei der Seitenansicht der Dotter auch ventral von den zentral gelegenen Keimstreifenhälften hervortritt. Am Kopflappen erkennt man wieder die beiden Gehirnfalten. Beide sollen in der weiteren Darstellung nicht mehr berücksichtigt werden, da erst in neuerer Zeit PAPPENHEIM die Entwicklung des Gehirns ausführlich beschrieben hat. Zwischen den beiden Kopflappen hat sich an deren ventralem Ende die Ober-

lippe (*ol*) als hügelartige Erhebung eingeschoben, wie es Fig. 11 zeigt. Die auf den Kopflappen folgenden 6 Cephalothoraxsegmente haben sich wenig verändert, abgesehen davon, daß die beiden Hälften eben weiter auseinandergerückt sind. Auch die Extremitäten haben, abgesehen von einem geringen Größenwachstum, kaum eine Änderung erfahren. Das Abdomen ist ausgezeichnet durch die starke Größendifferenz seiner einzelnen Segmente. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die auf dem vorigen Stadium schon angedeutete Anschwellung der mittlern Segmente in die Breite sich nun noch beträchtlich verstärkt hat, sodaß sich die Abdominalsegmente 2—5 in der Breitenausdehnung gegen das 1. und namentlich gegen die hintern scharf hervorheben. Die Zahl der Abdominalextrimitäten hat keine Vermehrung erfahren, es sind also auch auf diesem nur 4 Paar vorhanden. Auch der Schwanzlappen hat seine Form kaum verändert, neue Segmente haben sich nicht von ihm abgeschnürt und tun dies auch in Zukunft nicht mehr, sodaß die Zahl der äußerlich sichtbaren Abdominalsegmente außer dem Schwanzlappen selbst im Maximum 8 beträgt.

Vor dem 1., die Extremitätenstummel tragenden Abdominalsegment ist zwischen ihm und dem letzten Thoraxsegment das von verschiedenen Forschern gesehene 1. Abdominalsegment deutlich ausgeprägt, doch vermochte ich die von KORSCHULT für andere Spinnen auf diesem Segment beobachtete Extremitätenanlage bei *Agelena* nicht wahrzunehmen.

Hinzufügen muß ich, daß in der innern Organisation ein 9. Abdominalsegment insofern auftritt, als in der Gliederung des Cöloms, wie wir in dem folgenden Abschnitt sehen werden, 9 Paare von Cölomhöhlen auftreten.

In diesem Stadium hat der Keimstreifen seine größte Längenerstreckung erreicht, und es setzt nun die Erscheinung ein, welche man als Umrollung oder Reversion zu bezeichnen pflegt.

Das Wesentliche derselben besteht darin, daß das Abdomen sich gegen den Cephalothorax ventralwärts einzuschlagen beginnt. Es entsteht so eine immer schärfer sich ausprägende Knickung zwischen beiden Körperabschnitten. In Fig. 12 ist dies eben erst angedeutet. Das Auseinanderweichen der Keimstreifenhälften nimmt dabei noch zu, sie lassen zwischen sich den Dotter nun mächtig ventralwärts hervortreten, sodaß man (BALFOUR und BARROIS) direkt von einer Art ventralen Dottersacks gesprochen hat.

Am Keimstreifen selbst macht sich im Gebiete des Kopflappens

zunächst die Oberlippe (*ol*) stärker bemerkbar und tritt als kleines Knöpfchen hervor. Am Abdomen ist die fortgesetzte Breitenzunahme der mittlern Segmente besonders bemerkenswert, sie erfolgt im wesentlichen nun in ausgesprochen dorsaler Richtung. Die Grenzen zwischen den einzelnen Abdominalsegmenten beginnen in ihrem mittlern Bereiche undeutlich zu werden (Fig. 13). Der Schwanzlappen (*s*) hebt sich schärfer von der Dotteroberfläche ab und erfährt zugleich, eben durch die Wirkung der einsetzenden Umrollung, eine Verschiebung nach der Ventralseite des Embryos hin, sodaß der Abstand zwischen Kopf- und Schwanzlappen auf der Dorsal-seite sich stetig vergrößert, wie es übrigens schon auf dem vorigen Stadium von Fig. 10 sich in geringem Maße bemerkbar machte.

Das nächste Stadium (Fig. 14 u. 15) ist vor allem ausgezeichnet durch das starke Wachstum der Thoraxsegmente in dorsaler Richtung, sodaß sie den Abdominalsegmenten gleichkommen oder einige sogar darin übertreffen. Die Dottermasse hat sich noch weiter ventralwärts vorgebuchtet. Die Knickung zwischen Thorax und Abdomen ist nun bereits deutlich ausgeprägt, die Umrollung also in vollem Gange. Die Intersegmentalfurchen werden sowohl im Thorax wie auch im Abdomen immer undeutlicher. Besonders bemerkenswert ist die auf diesem Stadium zuerst sich bemerkbar machende Erscheinung, welche von den bisherigen Autoren übersehen zu sein scheint, daß nämlich das 7. und 8. Abdominalsegment allmählich einzusinken beginnen. In der Fig. 36, Taf. 39, wurde ein Frontalschnitt durch das Abdomen dieses Stadiums gezeichnet. Man sieht deutlich, daß das 8. Segment nahezu völlig von der Oberfläche verschwunden ist und von den vorgebeugten Rändern des 7. Abdominalsegments sowie des Schwanzlappens überdeckt wird.

Auf dem folgenden Stadium wachsen vor allem die Segmente derart stark dorsalwärts aus, daß sie sich fast in der dorsalen Mittellinie berühren, wie wir bei der Betrachtung der Figg. 16 u. 17, den Abbildungen eines etwas ältern Stadiums, deutlich sehen können. Die Segmentgrenzen sind fast ganz verschwunden, nur an den Außenwänden treten sie noch deutlich hervor. Auf dem Rücken befindet sich nur noch eine verhältnismäßig kleine vom Keimstreifen unbedeckte Dottermasse. Von den Extremitäten der Thoracalsegmente sind die Cheliceren beträchtlich an Größe gegenüber den übrigen zurückgeblieben; sie weisen nur 2 Glieder auf, während die Pedipalpen deren 4, die übrigen Extremitäten aber deren 6 besitzen.

Das Wachstum der Abdominalsegmente ist auch jetzt noch am stärksten an den mittlern Segmenten ausgeprägt, namentlich treten die letzten Segmente bedeutend gegen die übrigen zurück. In diesem Stadium sind noch sämtliche 8 Segmente im Abdomen vorhanden, wenn sie auch nicht mehr so deutlich hervortreten wie früher. Der Einsenkung des 8. Segments, wie es bereits beschrieben worden ist, hat sich nun auch das 7. angeschlossen und wird, wie dieses, vom Schwanzlappen und 6. Segment überlagert. Das 1. Abdominalsegment läßt sich nun kaum mehr nachweisen und nicht mehr scharf von dem 2. Abdominalsegment trennen, welches letzteres immer näher an den Thorax heranrückt. Von den Abdominalextremitäten beginnen sich die Anhänge des 4. und 5. Segments etwas in die Länge zu strecken.

Der bisher mehr oder weniger rundliche Keim beginnt nun infolge stärkern Wachstums länglicher zu werden, was auf den beiden Figg. 18 u. 20, den Abbildungen des nächsten Stadiums, deutlich hervortritt. Auf dem Rücken ist nur noch eine schmale Furche von dem Keimstreifen unbedeckt. Der Knick zwischen Thorax und Abdomen verstärkt sich in zunehmendem Maße. Die Grenzen der Abdominalsegmente sind nur noch dorsal- und ventralwärts deutlich ausgeprägt. Am ventralen Rande des abdominalen Keimstreifens tritt eine wulstförmige Verdickung auf, hervorgerufen durch eine stärkere Anhäufung der Ectodermzellen. Auf diesem erhöhten Wulst liegen die Abdominalextremitäten, die sich im übrigen kaum verändert haben. Der Wulst reicht bis zu dem Schwanzlappen, in dessen Umgebung er besonders deutlich ausgeprägt ist. Der Schwanzlappen hebt sich scharf umschrieben aus seiner Umgebung hervor.

In dem nächsten Stadium (Fig. 20) ist nur eine geringe Veränderung des Embryos eingetreten. Die Umrollung ist langsam weiter fortgeschritten. Bemerkenswert ist nur neben dem fast völligen Verschwinden der ventralwärts gelegenen Grenzen der Abdominalsegmente eine beginnende Verschiebung der Abdominalextremitäten in ihrem gegenseitigen Lagenverhältnis. Die beiden vordern rücken auseinander, nehmen eine mehr abgeplattete Form an und erscheinen nun mit ihrer Ansatzstelle infolge der Umrollung des Abdomens nach vorn gerichtet.

Auf das nächste Stadium, welches in den Figg. 21 u. 22 dargestellt ist, müssen wir wieder etwas näher eingehen. Der Kopflappen setzt sich jetzt schärfer als in dem vorhergehenden Stadium

von dem Keimstreifen der dorsalen Seite ab. Die Gliedmaßen des Cephalothorax haben ihre endgültige Anzahl von Gliedern erreicht und sind wiederum gewachsen. Sie bedecken jetzt einen großen Teil der Segmente. Die Umrollung ist weiter fortgeschritten, ein intensives Wachstum der Abdominalsegmente in der Richtung nach vorn und ventralwärts, wie es auf den vorigen Stadien schon bemerkbar war, ist nun deutlich festzustellen. Am ventralen Saum der Keimstreifenhälften ist der Wulst noch vorhanden. Dorsalwärts ist der Zusammenschluß der Keimstreifenhälften erfolgt, aber noch sind die scharfen Trennungslinien der Segmente deutlich zu erkennen. Die beiden vordern Abdominalextremitäten nehmen an Umfang ab und rücken auseinander. Die 1. Extremität rückt nach vorn an die Basis des 4. Gangbeines, an ihr ist schon jetzt die beginnende Lungenfaltung nachweisbar. Die 3. und 4. Extremitäten erscheinen größer als die beiden vordern.

Der Schwanzlappen ist etwas verkleinert, auf ihm ist eine längliche Grube aufgetreten, das Proctodäum.

Beim nächsten Stadium (Fig. 23 u. 24) hat sich wieder eine Formveränderung am ganzen Keim vollzogen. Seine längliche Gestalt ist in eine ventralwärts eingekrümmte übergegangen. Es ist also zu der Umrollung noch eine ventrale Krümmung hinzugekommen. Die Umrollung selbst hat dazu geführt, daß auf der Ventralseite nur noch ein kleiner Teil des Dotters frei hervortritt. Doch ist das Verschwinden des Dotters nicht nur auf das Vorwachsen der Abdominalhälften des Keimstreifens zurückzuführen, sondern auch die Cephalothoraxsegmente beteiligen sich nun durch ein Wachstum nach hinten und gegen die Mediane an diesem Prozeß. Dorsalwärts ist es nun zu einem vollständigen Verwachsen der Keimstreifenhälften gekommen; ihr äußeres Epithel überzieht gleichmäßig die ganze Rückenfläche, sodaß hier der Spinnenkörper seinen vollen Abschluß gefunden hat. Die Gliedmaßen haben die endgültige Zahl ihrer Glieder, wenn auch noch nicht ihre definitive Gestalt, erlangt.

Die 1. und 2. Abdominalextremität treten immer mehr zurück, erstere liegt weit nach vorn an der Basis des 4. Gangbeines, letztere nähert sich mehr dem Schwanzende.

Beide Extremitätenpaare stehen in enger Beziehung zur Ausbildung der Lungen und Tracheen. Letztere habe ich ihrer Anlage nach bei *Agelena* nicht genauer untersucht, doch kann ich die diesbezüglichen Untersuchungen von SIMMONS über die früheste Entwicklung der Lunge an *Agelena naevia* und *Theridium tepidariorum*

bestätigen, soweit wenigstens meine Präparate eine Beurteilung zuließen. Die Lungen entstehen aus den Extremitätenanlagen des 2. Abdominalsegments, indem sich die hintere Oberfläche der betreffenden Extremität in Falten legt. Die Extremität neigt sich allmählich nach hinten und sinkt schließlich ohne Einstülpung in die Oberfläche des Embryos ein. Über die Bildung der Tracheen läßt SIMMONS sich folgendermaßen aus: „The tracheae develop from the next pair (third abdominal somite) of limbs. In their earlier stages their appendages show on their posterior surface a folding similar to that on the preceding members.“

An anderer Stelle sagt er ferner: „I have not followed the later history of the tracheal system with any detail, but think that the foregoing is sufficient to justify my thesis that the tracheae and the lungs are to be regarded as homologous structures.“

Die beiden hintern Abdominalextremitäten haben sich merklich in die Länge gestreckt und beginnen zweigliedrig zu werden, die erste Andeutung ihres spätern Schicksals ihrer Umwandlung zu den beiden äußern Spinnwarzenpaaren. Der Schwanzlappen ist immer noch deutlich zu sehen, ebenso die auf ihm gelegene Grube des Proctodäums.

Auf dem nächsten Stadium (Textfig. Aa u. b) erreicht der Embryo seine größte ventrale Einkrümmung. Die Umrollung ist vollendet. Der Dotter wird jetzt vollständig von dem Ectoderm des Keimstreifens bedeckt. Der Dotter hat während der Umrollung eine allmähliche Lagenverschiebung durchgemacht, indem er nach dem hintern Körperabschnitt zurückgedrängt wurde, wo er sich schließlich zum weitaus größten Teil im Abdomen anhäuft. Als besonders bemerkenswert an dem Embryo ist das Auftreten des Eizahns zu erwähnen, welcher als kleiner pigmentierter Fleck am 2. Gliede der Pedipalpen erscheint (vgl. Textfig. Aa—d).

In der Spinnenliteratur habe ich von diesem bei den verschiedensten Tierformen auftretenden Gebilde nur eine einzige Angabe auffinden können. KORSCHULT u. HEIDER erwähnen in ihrem Lehrbuch, spezieller Teil, Heft 2, p. 588, daß PURCELL ihn bei den Spinnen fand und beschrieb. Ich habe jedoch die betreffende Angabe in der Literatur nicht auffinden können.

In den Figg. 34 u. 35 auf Taf. 39 ist dieser Eizahn bei etwas stärkerer Vergrößerung dargestellt, in ersterer Figur nach einem Totalpräparat, in letzterer nach einem Schnitt. Der kegelförmige Eizahn stellt ein scharfspitziges Gebilde dar, dessen chitinöse

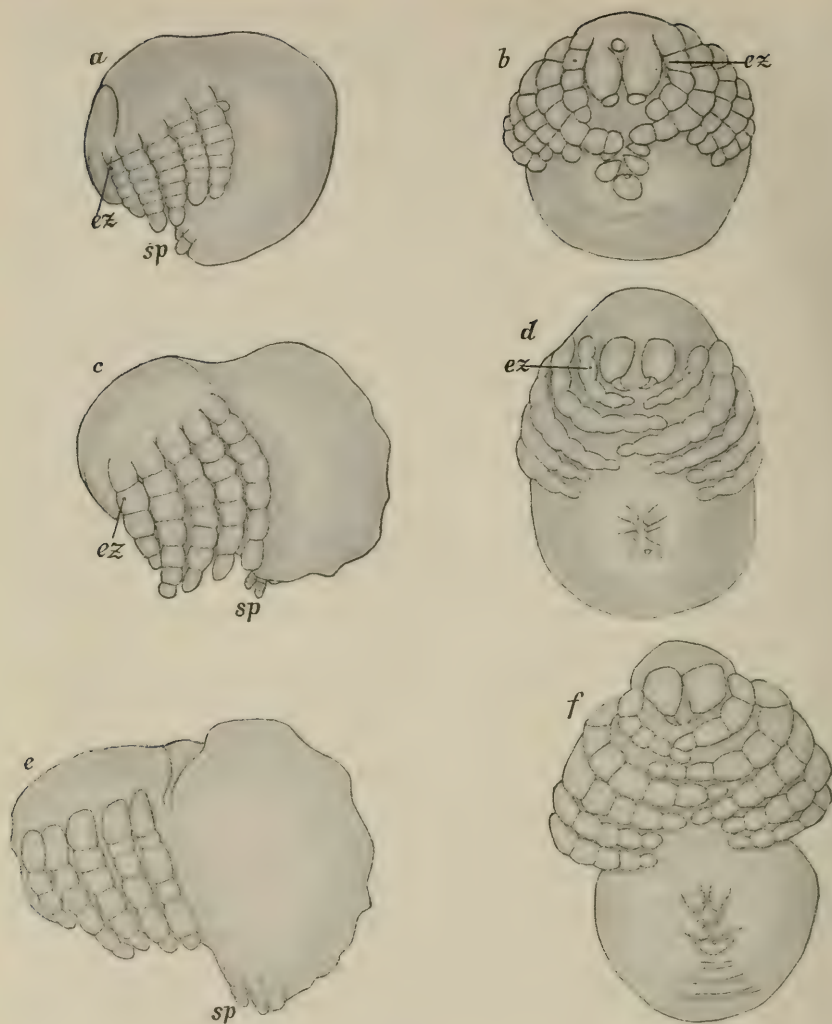


Fig. A.

Seitenansicht eines ältern Embryos. Kopf und Schwanz nähern sich stark einander. An den Pedipalpen ist der Eizahn aufgetreten. Die Umrollung ist vollendet. Die 1. Abdominalextrimität ist fast völlig zur Lunge umgebildet. Etwa 32:1. b Abbildung der Bauchseite desselben Embryos. Der Dotter ist vom Keim vollständig überwachsen. Etwa 32:1. c Seitenansicht. Der Embryo beginnt sich wieder zu strecken. Die Einschnürung zwischen Thorax und Abdomen tritt auf. Etwa 32:1. d Abbildung der Bauchseite desselben Embryos. Die Spinnwarzen haben ihre definitive Lage angenommen. Das mittlere Paar ist in Ausbildung begriffen. Etwa 32:1. e Seitenansicht eines Embryos kurz vor dem Auskriechen. Die Einschnürung ist deutlicher geworden. Die Gangbeine nehmen allmählich ihre definitive Gestalt an. Etwa 24:1. f Abbildung der Bauchseite desselben Embryos. Etwa 24:1.

pigmentierte Wand sich mit ausgezackten Rändern von seiner hypodermalen Unterlage erhebt (Fig. 34). Diese Unterlage erweist sich auf dem Schnitt (Fig. 35) als eine grubenartige Einsenkung des Ectoderms, deren Epithelkerne sich an der innern Wand ansammeln, während die äußern Partien durch eine stärkere Anhäufung von Protoplasma ausgezeichnet sind.

Am Rücken fällt die Bildung der spätern Einschnürung zwischen Thorax und Abdomen auf, wodurch die Konzentration der Dottermasse im Abdomen einen noch schärfern Ausdruck gewinnt. Im Abdomen sind nur noch schwache Reste der frühern Segmentierung zu erkennen. Die Abdominalextremitäten sind fast vollständig zu den definitiven Organen umgestaltet. Von der ersten Abdominalextremität ist hinter dem 2. Gliede des 4. Gangbeines eine kleine knopfförmige Erhöhung als letzter Überrest sichtbar. Sie ist auf der Figur noch etwas zu stark gezeichnet. Die zweite Anlage ist von dem 4. Gangbein überdeckt. Die Spinnwarzen sind nahe aneinander gerückt und haben im wesentlichen ihre definitive Lage und Form angenommen. Der Schwanzlappen ist weit nach vorn gebogen.

Die ventrale Einkrümmung, welche im vorigen Stadium ihr Maximum erlangt hatte, wird nun durch eine Längsstreckung des Embryos wieder gemildert (Textfig. A c u. d). Der Embryo hat außerordentlich an Größe zugenommen. Die Einschnürung zwischen Thorax und Abdomen ist deutlicher geworden und wird noch durch eine dorsalwärts auftretende Falte verstärkt.

Am Cephalothorax sind nun keinerlei Segmentgrenzen mehr zu erkennen. Die Extremitäten sind stark gewachsen und bedecken teilweise den Bauch, sodaß die Einschnürung des Körpers von der ventralen Seite nicht sichtbar ist.

Ihre Glieder sind noch nicht völlig differenziert, sind vielmehr noch alle fast gleichgroß. Die Cheliceren haben ihre endgültige Gestalt angenommen, die Klaue ist vollständig entwickelt. Am Abdomen ist gleichfalls von der Segmentierung nichts mehr zu sehen. Der erste Abdominalanhang ist in diesem Stadium ebenfalls vollständig verschwunden. Die Spinnwarzen haben nun ihre definitive Lage angenommen. Sie sind jetzt dreigliedrig, was sich jedoch nur in der Seitenansicht deutlich erkennen läßt. Zwischen den beiden Paaren, deren Entwicklung aus Abdominalextremitäten wir direkt verfolgt haben, treten auf diesem Stadium die ersten Spuren des mittelsten Paares der Spinnwarzen auf. Sie sind von vornherein,

wie auch beim ausgewachsenen Tiere, bedeutend kleiner als die übrigen. Besondere Anlagen derselben in Form von Extremitätenrudimenten sind zunächst für dieselben nicht vorhanden, und unter keinen Umständen können solche in etwa auftretenden Anhängen der 6. Abdominalsegmente, wie sie von einigen Orten angegeben worden sind, erblickt werden. Denn da die beiden äußern Spinnwarzenpaare sich aus den Anhängen des 4. und 5. Segments ausbilden, so ist nicht gut anzunehmen, daß das zwischen ihnen liegende Paar aus dem Anhang des 6. Segments entsteht. JAWOROVSKI, der sich genauer mit dieser Frage beschäftigt hat, gibt an, daß die Abdominalanhänge des 4. und 5. Segments Doppelsäckchen darstellen, von denen er die Außensäckchen als Exopoditen, die Innensäckchen als Entopoditen bezeichnet. Die Exopoditen der 3. Abdominalextrimität liefern die vordern Spinnwarzen, ihre Entopoditen verschwinden. Die Exopoditen der 4. Abdominalextrimität lassen aus sich die hintern Spinnwarzen hervorgehen, ihre Entopoditen wandeln sich in die mittlern Spinnwarzen um.

Diese Befunde von JAWOROVSKI kann ich nun insoweit bestätigen, als es mir gelang, bei *Agelena labyrinthica* festzustellen, daß das mittlere Spinnwarzenpaar durch Spaltung von den hintern der ursprünglich angelegten beiden Spinnwarzenpaare entsteht. Während das vordere Paar hier bei *Agelena labyrinthica* in keiner Weise irgendwelche Andeutung einer Zweiteilung aufweist, tritt an dem hintern Paar auf einem Stadium, welches etwa der Textfig. A b entspricht, in dem nach der Mittellinie des Körpers hin gerichteten innern Zipfel eine schwach ausgeprägte Furche auf, welche einen kleinen Abschnitt (*sp. 2*) von einem größern äußern (*sp. 3*) trennt. In Fig. 25 auf Taf. 39, welche eine Ventralansicht des Spinnwarzenkomplexes dieses Stadiums darstellt, sind diese Verhältnisse leicht zu erkennen. Die Furche vertieft sich zu einer Einschnürung (Fig. 26), wodurch der besprochene innere Zipfel des hintern Spinnwarzenpaares immer mehr an Selbständigkeit gewinnt, bis er dann schließlich in Fig. 27 als ein scharf abgegrenztes Gebilde (*sp. 2*) vor dem hintern Spinnwarzenpaar (*sp. 3*) gelegen ist und nun das mittlere Spinnwarzenpaar darstellt, das an Größe allerdings weit hinter den übrigen, primären Paaren zurückbleibt.

Auch auf Schnitten sind diese Vorgänge sehr wohl zu beobachten. An Längsschnitten durch die Spinnwarzen (Fig. 32 u. 33 auf Taf. 39) macht sich auf den betreffenden Stadien die Abschnürungslinie durch eine deutliche tiefe Furche im Bereich der

hintern Spinnwarzen bemerkbar. Die in Fig. 32 noch einheitliche Zellenmasse im Innern der Spinnwarzenanlage hat sich in Fig. 35 hinsichtlich der Anordnung und Lage ihrer Kerne bereits deutlich in 2 Gruppen gespalten, von denen die vordere (*sp. 2*) dem mittlern, die hintere dem hintern Spinnwarzenpaar (*sp. 3*) entspricht.

Im Laufe der weitem Entwicklung streckt sich nun der Embryo noch mehr in die Länge. Die Textfigg. Ae und Af zeigen einen Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. Die Einschnürung zwischen Thorax und Abdomen ist stärker geworden, die dorsale Falte tritt deutlicher hervor. Die Beine nehmen allmählich ihre definitive Gestalt an, indem die einzelnen Glieder an Größe wie beim ausgewachsenen Tier differieren. Das Abdomen hat an Größe unter fortgesetzter Längenausdehnung zugenommen. Seine dorsale Fläche erscheint, wie übrigens auch schon auf dem vorhergehenden Stadium, leicht gewellt, eine Erscheinung, welche durch die darunter gelegene Flügelmuskulatur des Herzens hervorgerufen wird.

Die Spinnwarzen sind größer geworden, die mittlern treten deutlich zwischen den äußern hervor.

In Textfig. B endlich, der letzten Abbildung der äußern Form, wurde eine soeben ausgeschlüpfte junge Spinne gezeichnet. Die äußere Form ist jetzt fast voll entwickelt, nur das Haarkleid und die Klauen an den Füßen fehlen noch. Die Glieder der Extremitäten

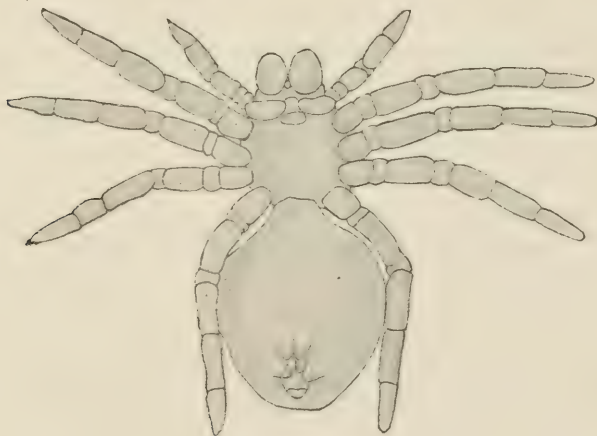


Fig. B.

Soeben ausgekrochene junge Spinne. Die 3 Spinnwarzenpaare sind jetzt deutlich entwickelt. Die Gliedmaßen haben die endgültige Zahl ihrer Glieder erreicht. Etwa 20:1.

differieren in einem ähnlichen Verhältnis wie bei den ausgewachsenen Tieren. Das noch durchaus von Dotter erfüllte Abdomen hat sich gestreckt, die Spinnwarzen sind gegen die Spitze derselben verschoben. Das Tier vermag nun selbständige Bewegungen auszuführen.

Am Ende dieses Abschnitts sei noch kurz auf die einschlägige Literatur eingegangen. Über die Zahl der Abdominalsegmente und besonders ihrer Extremitätenanlagen haben von jeher bei den verschiedenen Autoren Differenzen bestanden, welche erst in neuerer Zeit teilweise beseitigt worden sind. Betreffs der Zahl der Abdominalsegmente hatte BALFOUR seinerzeit 9 Segmente bei *Agelena labyrinthica* gefunden, JAWOROVSKI gibt 10 für *Trochosa singoriensis* an.

KISHINOUE findet nur 8 Abdominalsegmente bei *Agelena*, ebenso PAPPENHEIM bei *Dolomedes*, und dies ist auch die von mir äußerlich festgestellte Zahl, während innerlich (vgl. hierzu weiter unten S. 21 bis 22) deren 9 nachweisbar sind.

Noch größer sind die Unterschiede in den Angaben betreffs des 1. Abdominalsegments und der Abdominalextrimitäten. So haben einige ältere Forscher (BALFOUR, LOCY, MORIN usw.) das 1. Abdominalsegment vollständig übersehen. Sie geben übereinstimmend an, daß die ersten 4 Abdominalsegmente die Extremitätenanlagen tragen. Im Gegensatz hierzu stehen nun SALENSKY, SCHIMKEWITSCH, KORSCHOLT, KISHINOUE sowie die neuern Untersuchungen, welche vor den Extremitäten tragenden Abdominalsegmenten noch ein anhangloses 1. Abdominalsegment unterscheiden. Nach den Mitteilungen von KORSCHOLT (KORSCHOLT u. HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte, Spezieller Teil, Heft 2, p. 581) trägt das 1. Abdominalsegment bei verschiedenen Spinnenarten Extremitätenanlagen, die dann später wieder schwinden.

Ähnliche Angaben macht in seiner spätern Arbeit JAWOROVSKI (1896) von *Trochosa singoriensis*, auch bei dieser Spinne soll sich eine ganz rudimentäre Extremitätenanlage am 1. Abdominalsegment vorfinden.

Mir ist es nun nicht möglich gewesen, trotz genauester Beobachtung der in Betracht kommenden Stadien, bei *Agelena* die Anlage einer solchen rudimentären Extremität am 1. Abdominalsegment aufzufinden.

Weiter ist aber auch das Vorhandensein von Extremitätenanlagen noch für die hinter dem 2.—5. Abdominalsegment gelegenen Segmente behauptet worden, so zunächst für das 6. Schon KORSCHOLT

u. HEIDER halten das Auftreten einer Extremitätenanlage hier für sehr wahrscheinlich, mit voller Bestimmtheit stellt JAWOROWSKI seine Existenz fest für *Trochosa singoriensis*, ja dieser Autor geht noch weiter, er findet Spuren solcher Anlagen bei der gleichen Spinne noch am 7.—10. Segment. Ich selbst habe von Extremitätenanlagen am 6. und folgenden Segment für *Agelena* nichts beobachten können, und darin stimme ich mit PAPPENHEIM überein, welcher bei *Dolomedes*, ganz wie ich selbst bei *Agelena*, nur 4 Paar von Abdominalanhängen beschreibt, die am 2.—5. Abdominalsegment auftreten.

Fassen wir noch einmal die wichtigsten Resultate kurz zusammen, so finden wir bei *Agelena labyrinthica* entwickelt: 1 Kopflappen, 6 Cephalothorax-, 8 (bzw. 9) Abdominalsegmente und 1 Schwanzlappen. Es werden ferner 6 Paar von Cephalothoraxextremitäten und 4 Paar von Abdominalextrimitäten angelegt, letztere am 2. bis 5. Abdominalsegment.

II. Die Segmentierung des Cöloms.

Zur Bekräftigung der durch das Studium der äußern Oberfläche des Keimes gewonnenen Ergebnisse wurde nun fernerhin noch die Ausbildung und Gliederung der Cölomhöhlen untersucht und in Beziehung zur Gliederung des äußern Körpers gebracht.

Die erste Anlage und Differenzierung des Zellenmaterials, aus welchem das Mesoderm hervorgeht, sei hier außer acht gelassen; es soll vielmehr mit einem Stadium begonnen werden, auf welchem sich das zunächst unregelmäßiger angeordnete Mesoderm bereits in kleinern Zellenanhäufungen über die einzelnen Segmente des Keimstreifens verteilt hat. Textfig. C stellt einen Längsschnitt durch das Stadium der Fig. 2, Taf. 38 dar. Dieser Figur entsprechend sieht man am Keimstreifen neben 8 Segmenten einen Kopf- und Schwanzlappen ausgebildet. Während das Chelicerensegment sich oberflächlich bereits deutlich vom Kopflappen und dem Segment der Pedipalpen abhebt, hängt das Mesoderm seines zugehörigen Cöloms noch mit dem aus einem einschichtigen Zellenstreifen bestehenden einheitlichen Kopfmesoderm zusammen. In den übrigen Cephalothoraxsegmenten ist die Sonderung des Mesodermhaufens bereits völlig durchgeführt, und in den mittlern macht sich bereits die Ausbildung der innern Cölomhöhlen in den ersten Andeutungen bemerkbar.

Die Ausbildung der Höhlen geht in der Weise vor sich, daß die Mesodermelemente sich zunächst ziemlich regelmäßig in 2 Lagen

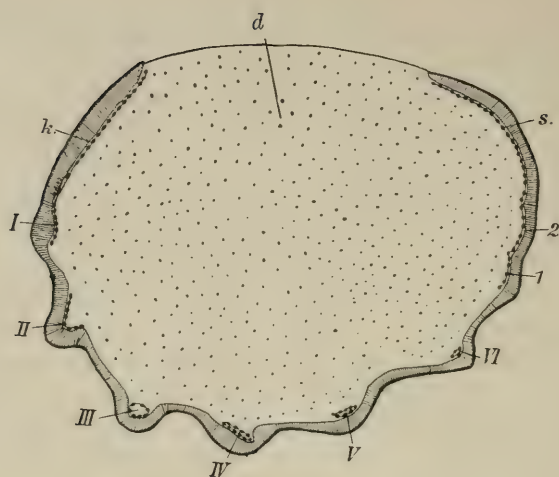


Fig. C.

Längsschnitt durch einen Embryo vom Stadium der Figg. 2 u. 3. Es sind 6 Thorax- und 2 Abdominalsegmente ausgebildet. Etwa 60:1.

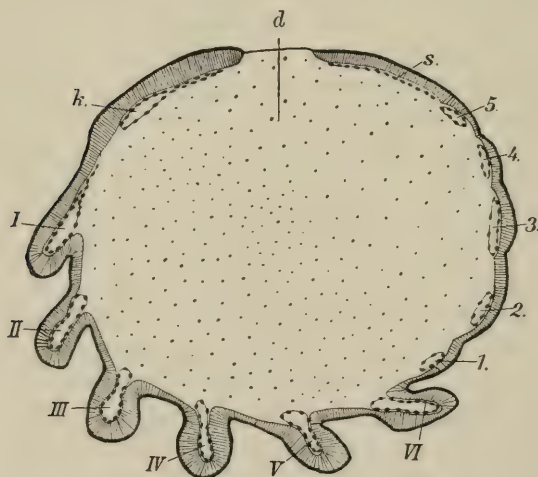


Fig. D.

Längsschnitt durch das Stadium der Figg. 4 u. 5. 3 neue Abdominalsegmente haben sich gebildet. Etwa 60:1.

anordnen (Fig. 28, Taf. 39), worauf dann zwischen ihnen ein schmaler Spaltraum auftritt (Fig. 29), der sich stetig vergrößert und so ein somatisches und splanchnisches Blatt voneinander trennt. Dies betrifft aber, wie erwähnt, zunächst nur die mittlern Segmente (3. und 4. Cephalothoraxsegment), die hintern stellen noch immer einfache Zellengruppen dar.

Im Abdomen beginnt im vordern Abschnitt die Gliederung aufzutreten, welche zur Loslösung der vordern Abdominalsegmenthöhlen führen wird; der hintere Teil des abdominalen Mesoderms bildet noch einen einheitlichen Streifen. Entsprechend dem Auftreten von 2 Abdominalsegmenten an der Oberfläche des Keimstreifens sind 2 Somiten in Ausbildung begriffen; im übrigen dehnt sich das Mesoderm unter der gesamten Oberfläche des Abdomens aus.

Auf dem nächsten Stadium (Textfig. D) hat die Gliederung des Cöloms sehr bedeutende Fortschritte gemacht, sodaß also die Ausbildung der Cölomhöhlen sehr rasch erfolgt. Die Höhlen des Cephalothorax sind vollständig ausgebildet, auch das Chelicerencölom hat sich nun vom Mesoderm des Kopflappens getrennt, sein Zellenmaterial hängt nur noch durch feine Plasmafasern mit jenem zusammen. Das Kopfçölom erstreckt sich unterhalb der Scheitelplatte über einen großen Teil derselben, auf seine nähern Beziehungen soll in einem besondern Abschnitt noch eingegangen werden.

In den Cephalothoraxsegmenten hat sich überall nach dem oben beschriebenen Vorgang je ein typisches Cölombläschen entwickelt. Diese Bläschen haben sich entsprechend der Form der Extremitätenanlagen etwas in die Länge gestreckt und ragen ein wenig gegen den Dotter hin vor. Auch im Abdomen hat sich nun eine ganze Anzahl von Cölombläschen — insgesamt sind es 5 — abgegliedert. Sie stellen längliche Bläschen dar, die namentlich vom 2.—4. Abdominalsegment am stärksten entwickelt sind. Im Schwanzlappen befindet sich immer noch ein einheitlicher Mesodermstreifen.

Das folgende Stadium (Textfig. E), etwa dem Oberflächenbild der Fig. 6, Taf. 38 entsprechend, zeigt eine entsprechende Weiterentwicklung der Gliederung des Cöloms. Das Kopfçölom, das nun völlig selbständig losgelöst ist, hat an Größe gegen das vorhergehende Stadium bedeutend zugenommen, es erstreckt sich jetzt ungefähr über den ganzen Kopflappen. Auf seine weitere Beschaffenheit werde ich erst später eingehen. Die Cölomhöhlen der Cephalothoraxsegmente haben an Ausdehnung zugenommen, und es tritt

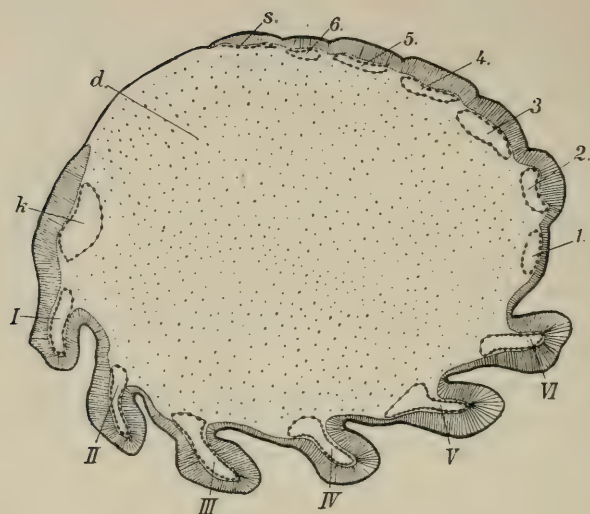


Fig. E.

Längsschnitt durch das Stadium der Figg. 6 u. 7. 1 neues Abdominalsegment ist hinzugetreten. Etwa 60:1.

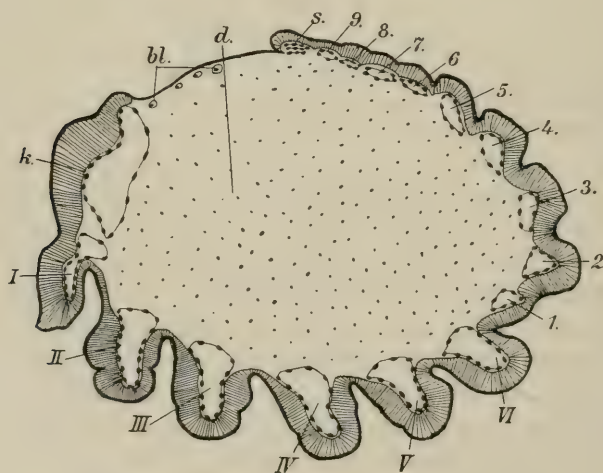


Fig. F.

Längsschnitt durch das Stadium der Figg. 8 u. 9. Der Keimstreifen hat seine größte innere Ausbildung mit 1 Kopfceölomhöhle, 6 Cephalothorax- und 9 Abdominalceölomhöhlen erreicht. Etwa 60:1.

eine Differenz von proximalem und distalem Abschnitt ein. Ihr äußerer Abschnitt liegt fest den Wänden der betreffenden Extremität an und erfüllt dieselbe vollständig. Der etwas erweiterte proximale Abschnitt buchtet sich gegen den Dotter hin vor und unterscheidet sich von dem distalen Teil durch sein mehr abgeplattetes Epithel, wie es Fig. 30, Taf. 39 in sehr scharfer Ausprägung von einem allerdings etwas ältern Stadium zeigt. Im Abdomen hat die Zahl der Cölomhöhlen weiter zugenommen, indem sich von der hintern einheitlichen Mesodermmasse ein weiteres Cölom abgespalten hat. Die einzelnen Cölomhöhlen, selbst des Abdomens, deren Zahl nunmehr insgesamt 6 beträgt, sind von ungleicher Größe, indem das 2.—4. bedeutend überwiegt.

Der Vorgang der Abspaltung der Cölomhöhlen läßt sich hier sehr deutlich verfolgen, weshalb an dieser Stelle etwas näher darauf eingegangen sei. Beim Betrachten der Fig. 37, Taf. 39, welche einen Längsschnitt durch die letzten Segmente des beschriebenen Embryos darstellt, sehen wir, daß unterhalb des aus einem kubischen Epithel gebildeten Schwanzlappens, eine zumeist einschichtige Lage von Mesodermzellen liegt, welche nach hinten spitz ausläuft, nach vorn dagegen eine Verdickung aufweist.

Diese Verdickung, welche durch eine mehrschichtige Gruppierung der Zellen an dieser Stelle entstanden ist, bildet die erste Andeutung eines neuen Cölomsäckchens, welches sich auf dem folgenden Stadium abschnüren wird. Im vorhergehenden Segment hat sich der letztere Prozeß bereits vollzogen, das Zellenmaterial seines Cöloms liegt bereits völlig isoliert, es zeigt deutlich seine beiden Blätter, aus denen die somatische und splanchnische Wandung hervorgehen, aber noch keine Höhlung. Und wieder eine spätere Entwicklungsstufe in der Ausbildung des Cöloms zeigt das 5. Abdominalsegment. Kleine Hohlräume sind zwischen den beiden Blättern aufgetreten, noch sind sie nicht zu einer einheitlichen Höhle verschmolzen, erst eine allmähliche Erweiterung wird sie dazu führen, wie es dann die nächst vorhergehenden Segmente zeigen.

Das nächste Stadium (Textfig. F), der Oberflächenfigur 10, Taf. 38 entsprechend, zeigt die Gliederung des Cöloms in ihrer Vollendung. Entsprechend den 6 Cephalothoraxsegmenten sind auch 6 zu diesen gehörige Cölomhöhlen vorhanden. Am Abdomen treten äußerlich außer dem Schwanzlappen 8 Segmente hervor. Von Cölomhöhlen sind aber jederseits 9 vorhanden, sodaß also innerlich die Segmen-

tierung des Abdomens ein Segment mehr aufweist, als bei äußerer Betrachtung hervortritt.

Dieses Cölom erscheint von den meisten Autoren übersehen worden zu sein. Nur PAPPENHEIM gibt in seiner fig. 10 auf tab. 7 die Abbildung eines solchen und zwar gleichfalls von *Agelena*; nur fehlt auf seiner Abbildung die auf meinen Präparaten deutlich sichtbare Cölomhöhle. Er schreibt darüber auf p. 131: „Auch läßt sich die Metamerie des embryonalen Abdomens namentlich an den zugehörigen Ursegmenten trefflich erkennen, wenn auch die Zahl der an der Zusammensetzung des Abdomens beteiligten Segmente sich wegen der undeutlichen Abgrenzung der hintersten kaum dürfte unterscheiden lassen.“ Er scheint also die Existenz einer 9. Cölomhöhle mit Reserve anzunehmen, wogegen meine Befunde an derselben keinen Zweifel lassen. Allerdings ist dieses Segment nur auf Schnitten durch die Gegenwart eines besondern Cöloms nachweisbar; selbst bei genauester Betrachtung der Oberflächenform und Kontrolle an dem abpräparierten Keimstreifen war es mir nicht möglich, eine Trennungsfurche zwischen dem Schwanzlappen und dem etwa vorhandenen 9. Segment nachzuweisen. Selbst die Furche, welche das 8. Segment nach dem Schwanze zu begrenzt, tritt recht undeutlich hervor.

Im Schwanzlappen selbst war es mir nicht möglich, eine Cölomhöhle zu entdecken. Man könnte vielleicht annehmen, daß die beschriebene 9. Cölomhöhle etwa einem rudimentären Schwanzcölom entspräche. Dagegen spricht aber die scharfe Abgrenzung dieses Cöloms gegenüber dem Schwanzmesoderm; es deutet vielmehr alles auf ein vom Schwanzlappen unabhängiges selbständiges Segment hin.

Es wäre endlich noch auf das 1. Abdominalsegment etwas näher einzugehen. Dasselbe zeigt nach meinen vorher mitgeteilten Beobachtungen keine Extremitätenanlage, und demgemäß stellt sich auch das Cölom als einfaches plattes Bläschen dar, welches keinerlei Andeutung einer Aussackung zeigt, die etwa mit einer Extremitätenanlage in Verbindung stände. Fig. 31, Taf. 39, welche einen Längsschnitt durch die betreffende Region darstellt, läßt dies sehr klar hervortreten. Dadurch wird also eine Bestätigung der Befunde an den Oberflächenbildern gegeben.

Das Kopfcölom.

Große Differenzen bestehen in den Angaben der einzelnen Autoren über das Verhältnis des Kopfcöloms zu dem Cölom des

Chelicerensegments. Ein Teil der Forscher nimmt ein prächeliceres Cölom an, ein anderer Teil leugnet die Existenz eines solchen. Bevor auf die eignen Untersuchungen eingegangen wird, soll kurz die einschlägige Literatur besprochen werden. Die ältern Autoren BALFOUR, MORIN, KISHINOUE u. A. beschreiben für den Kopflappen bei Araneen ein selbständiges Cölom, KOWALEVSKY, SCHULGIN und LAURIE tun dies auch beim Scorpion.

Im Gegensatz hierzu stehen die Angaben von SCHIMKEWITSCH (87) für Spinnen und von BRAUER für den Scorpion. Nach erstem besitzt der Kopf kein eignes Cölom, sondern dieses steht mit dem der Cheliceren in Verbindung. Nach BRAUER bildet sich beim Scorpion zunächst im Bereich des Chelicerensegments ein Cölom aus, welches sich allmählich über den ganzen Kopflappen ausdehnt. Er sagt dann (p. 387): Das Cölom im 1. Segment und im Kopflappen ist also eine und dieselbe Bildung; es sind nicht zwei voneinander unabhängig entstandene Cölome, die erst nachträglich miteinander verschmolzen sind, das Cölom des Kopfes nur ein Stück desjenigen des 1. Segments. Neuerdings ist PAPPENHEIM entschieden für das Vorhandensein eines prächeliceren selbständigen Kopfcöloms bei *Dolomedes* eingetreten. Und auch meine Befunde lassen über das Auftreten eines solchen für *Agelena* keinen Zweifel, indem ich Schritt für Schritt die allmähliche selbständige Differenzierung desselben verfolgen konnte.

Auf einer frühern Entwicklungsstufe breitet sich im Bereich der Kopfregion überall eine einschichtige Lage von Mesodermzellen aus, die sich noch nicht scharf abgrenzen läßt (Fig. 39, Taf. 39). Erst auf einem folgenden Stadium beginnt im vordern Körper wie im Bereich des ganzen Keimstreifens eine Gliederung innerhalb der hier gelegenen Mesodermmasse aufzutreten, welche zu einer Abtrennung des Chelicerenmesoderms von der soliden vordern Kopfmesodermmasse führt. In letzterer macht sich dann gleichfalls sehr bald das Auftreten von kleinen Spalträumen bemerkbar, die nichts anderes darstellen können als ein Kopfcölom. Auf dem Stadium der Fig. 40, Taf. 39, welche einen Längsschnitt durch den Kopflappen des Stadiums der Figg. 4 u. 5, Taf. 38 darstellt, ist die Trennung von Cheliceren- und Kopfmesoderm nahezu durchgeführt. Nur schmale Plasmabrücken verbinden noch beide Gebilde. Diese verhältnismäßig schmale Brücke ist der letzte Rest der frühern Verbindung der beiderseitigen Mesodermstreifen, sie ist nur auf wenigen Schnitten noch vorhanden. Auch diese letzte Plasmabrücke schwindet

schließlich vollständig. Wenn also auch ursprünglich ein Zusammenhang der Mesodermelemente von Kopf- und Chelicerenregion bestand — ähnlich wie auch die hintern Teile des Mesoderms ursprünglich zusammenhängen —, so ist doch auf diesen jüngern Stadien zu keiner Zeit ein Zusammenhang der entsprechenden Cölomhöhlen nachweisbar, beide sind vielmehr von dem Augenblick ihres ersten Auftretens an durchaus unabhängig voneinander.

Die Trennung des vorher beschriebenen, anfangs zusammenhängenden, noch soliden Kopf- und Chelicerenmesoderms ist vollständig durchgeführt auf dem folgenden Stadium, dem der Fig. 41, welche einen Längsschnitt durch den Kopfappen des Stadiums der Fig. 6 darstellt und etwa Textfig. E entspricht. Das Chelicerencölom liegt als ein durchaus abgeschlossenes Säckchen in seiner zugehörigen Extremität. Das Kopfcölom hat sich bedeutend erweitert, seine Wände sind ziemlich dünn geworden. Sein somatisches Blatt, welches dem bereits stark verdickten Epithel des Kopfappens fest anliegt, weist noch eine dicht gedrängte größere Menge von Kernen auf, wogegen das splanchnische Blatt nur wenige Kerne zeigt und aus flachen Zellen sich zusammensetzt. Seine weiteste Ausdehnung hat indessen das Kopfcölom noch nicht erreicht, namentlich nach oben gegen die Rückenfläche hin liegen Komplexe von Mesodermzellen, die noch nicht in seiner Bildung aufgegangen sind. Letzteres findet erst auf dem folgenden Stadium (Fig. 42) statt, wo das Cölom des Kopfappens eine weitere Ausdehnung erfahren hat. Das somatische Mesoderm liegt dem Ectoderm weniger dicht an, die Kerne der Cölomwandungen sind gleichmäßiger verteilt. Kopfcölom und Chelicerencölom haben sich einander beträchtlich genähert. Beim Cölom der Cheliceren fällt uns namentlich die Differenzierung des Mesoderms auf. Das splanchnische Blatt ist außerordentlich dünn, und seine Kerne sind nur durch feine Plasmafäden mit dem stark ausgebildeten somatischen Blatt verbunden.

Wie schon auf den vorhergehenden Stadien angedeutet war, sind Kopfappen und Chelicerensegment nur durch eine tiefe Furche voneinander getrennt. Der Kopf stellt sich als eine bedeutend kompaktere und in sich abgeschlossene Masse dar, indem seine Ectodermzellen sich inzwischen stark vermehrt haben und sich scharf von dem Blastoderm des Rückens abheben. An seinem vordern Teil beginnt sich die Scheitelgrube durch Einsenkung des Ectoderms zu bilden (Fig. 43). Die Cheliceren haben stark an Umfang zugenommen. In ihrem Innern hat das Chelicerencölom die typische Form der

Cölomhöhlen der Extremitäten angenommen, insofern es die Extremität vollkommen ausfüllt. Sein somatisches Mesodermblatt liegt dem Epithel dicht an, während sein splanchnisches Blatt sich ähnlich wie bei den übrigen Cephalothoraxsegmenten als dünne Membran nach vorn und gegen den Dotter vorbuchtet. Das Kopfcöloin hat sich bedeutend erweitert. Seine Wände, die sich vom Ectoderm des Kopflappens noch stärker abheben als beim vorigen Stadium, sind außerordentlich stark verdünnt. Infolge der mächtigen Ausdehnung sowohl des Cheliceren- wie auch des Kopfcöloins selbst haben sich beide bis zur Berührung genähert, ja mit einzelnen Zellen ihrer Wände sind sie schon in Verbindung getreten, und an einer Stelle, ist bereits ein Durchbruch der trennenden Wandungen erfolgt, d. h. also, es beginnen nun Kopf- und Chelicerencöloin sekundär miteinander zu verschmelzen.

Auf dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 44) wird dann diese Verbindung eine vollständige, sie führt zu einer endgültigen sekundären Vereinigung von Kopf- und Chelicerencöloin. Fig. 44 stellt einen Längsschnitt durch Kopflappen, Cheliceren und Pedipalpen eines Embryos vom Stadium der Fig. 12 dar. Die Cheliceren sind an der Außenseite ihrer Basis getroffen und infolgedessen die Cöloinwandung teilweise im Flachschnitt, wodurch die starke Anhäufung ihrer Elemente im Schnitt erklärt wird. Beide Cöloinhöhlen (Kopf- und Chelicerencöloin) stehen nun in vollständiger Kommunikation, und es besteht also jetzt kein selbständiges Kopfcöloin mehr.

Das endgültige Ergebnis wäre also, daß bei *Agelena labyrinthica* zunächst ein wohl gesondertes Kopfcöloin auftritt, welches sekundär auf ältern Stadien mit dem Chelicerencöloin verschmilzt.

Zum Schluß möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. KORSCHULT sowie Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER für das große Interesse, welches sie jederzeit meinen Untersuchungen entgegenbrachten, meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1. BALBIANI, M., Mémoire sur le développement des Aranéides, in: Ann. Sc. nat. (5), Zool., Vol. 18, 1873.
2. BALFOUR, F. M., Notes on the development of the Araneina, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 20, 1880.
3. —, Handbuch der vergleichenden Embryologie, Jena 1880.
4. BRAUER, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions, I., in: Z. wiss. Zool., Vol. 57, 1894, Vol. 59, 1895.
5. CLAPARÈDE, E., Recherches sur l'évolution des Araignées, in: Naturk. Verh. Prov. Utrechtsch Genootsch. Kunst. Wetensch., Vol. 1, Stück 1, Utrecht 1862.
6. CRONEBERG, Über die Mundteile der Arachniden, in: Arch. Naturgesch., Jg. 46, Bd. 1, 1880.
7. HEROLD, J. M., Exercitationes de animalium vertebris carentium in ovo formatione, I., De generatione Araneorum in ovo, Marburg 1824.
8. JAWOROVSKI, Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten, in: Zool. Anz., Jg. 14, 1891.
9. —, Über die Extremitäten, deren Drüsen und Kopfsegmentierung bei *Trochosa singoriensis* LAXM., *ibid.*, Jg. 15, 1892.
10. —, Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speciell bei *Trochosa singoriensis* LAXM., nebst Anhang über die Crustaceenkiemen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 58, 1894.
11. —, Die Entwicklung des Spinnapparates bei *Trochosa singoriensis* LAXM. mit Berücksichtigung der Abdominalanhänge und der Flügel bei den Insekten, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 30, 1896.
12. —, Zu meiner Extremitäten- und Kiementheorie bei den Arthropoden, in: Zool. Anz., Vol. 20, 21, 1897.
13. KISHINOUE, K., On the development of Araneina, in: Journ. Coll. Sc. Tokyo, Vol. 4, 1890.
14. —, Note on the coelomic cavity of the Spiders, *ibid.*, Vol. 6, 1894.
15. KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena 1891.
16. LANG, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie u. s. w., in: Jena. Z. Naturw., Vol. 38, 1903—04.
17. LENDL, A., Über die morpholog. Bedeutung der Gliedmaßen bei den Spinnen, in: Math.-nat. Berichte Ungarn, Vol. 4, 1886.

18. LOCY, W. A., Development of *Agelena naevia*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 12, 1886—87 (Referat in: Biol. Ctrbl., Vol. 6, 1886—87 von MINOT).
19. MORIN, Beobachtungen über die Entwicklung der Spinnen (Russisch), in: Mem. Soc. Natur. Odessa, Vol. 13, 1888.
20. —, Referat in: Biol. Ctrbl., Vol. 6, 1887.
21. PAPPENHEIM, P., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus*, mit besonderer Berücksichtigung der Bildung des Gehirns und der Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 74, 1903.
22. SALENSKY, W., Die Entwicklungsgeschichte der Araneina (Russisch), in: Schr. Ges. Naturf. Kiew, 1871.
23. SCHIMKEWITSCH, W., Etudes sur l'anatomie de l'Epeire, in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 17.
24. —, Etude sur le développement des Araignées, in: Arch. Biol., Vol. 6, 1887.
25. —, Zur Entwicklungsgeschichte der Araneen, in: Zool. Anz., Vol. 7, 1884.
26. —, Über die Entwicklungsgeschichte des Darmkanals bei einigen Arachniden, in: Verh. Naturf. Ges. St. Petersburg, Vol. 29, Heft 2, 1898.
27. —, Über die Entwicklung von *Telyphonus caudatus*, in: Zool. Anz., Vol. 26, 1903.
28. —, Über die Entwicklung von *Telyphonus caudatus*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81, 1906.
29. SIMMONS, O. L., Development of the lungs of Spiders, in: Tufts. Coll. Stud., No. 2, 1894.
30. ZIEGLER, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1898.

Erklärung der Abbildungen.

<i>I</i> Cheliceren	<i>d</i> Dotterschollen
<i>II</i> Pedipalpen	<i>dx</i> Dotterzellen
<i>III—IV</i> 1.—4. Gangbein	<i>ect</i> Ectoderm
<i>I—9</i> 1.—9. Abdominalsegment	<i>ez</i> Eizahn
<i>bl</i> Blutzellen	<i>k</i> Kopflappen
<i>c. I</i> Cölom der Cheliceren	<i>m</i> Mesoderm
<i>c. II</i> Cölom der Pedipalpen	<i>md</i> Medianfurche
<i>c. III—IV</i> Cölom der 6 Gangbeine	<i>ol</i> Oberlippe
<i>ck</i> Cölom des Kopfes	<i>s</i> Schwanzlappen
<i>cpr</i> Cumulus primitivus	<i>sb</i> Seitenblase
<i>cw</i> Cölomwand	<i>sg</i> Scheitelgrube

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf die Entwicklung von *Agelena labyrinthica* CLERK.

Tafel 38.

Fig. 1. Junger Embryo in der Seitenansicht. Kopflappen, Schwanzlappen und 5 Segmente sind angelegt. Etwa 40 : 1.

Fig. 2. Etwas älterer Embryo in der Seitenansicht. Er besteht aus 6 Cephalothorax- und 2 Abdominalsegmenten. Die Extremitäten des Thorax, mit Ausnahme der Cheliceren beginnen sich auszubilden. Etwa 40 : 1.

Fig. 3. Abdominalansicht desselben Embryos. Er zeigt das 5. und 6. Thorax-, 1. und 2. Abdominalsegment und den Schwanzlappen. Etwa 40 : 1.

Fig. 4. Wiederum älterer Embryo in der Seitenansicht. Die Chelicerenanlagen sind aufgetreten, die Gangbeine sind zweigliedrig. Am Abdomen sind 3 Segmente hinzugetreten. Etwa 40 : 1.

Fig. 5. Abdominalansicht des Embryos von Fig. 4, er zeigt das 6. Gangbeinpaar, 1.—5. Abdominalsegment und den Schwanzlappen. Die Medianfurche ist aufgetreten. Etwa 40 : 1.

Fig. 6. Seitenansicht eines etwas ältern Embryos. Es hat sich ein 6. Abdominalsegment gebildet. Am 2. und 3. Abdominalsegment sind die Extremitätenanlagen aufgetreten. Etwa 40 : 1.

Fig. 7. Abdominalansicht des Embryos von Fig. 6, er zeigt das 6. Gangbeinpaar, 1.—6. Abdominalsegment und Schwanzlappen. Die Medianfurche ist größer geworden. Etwa 40 : 1.

Fig. 8. Seitenansicht eines wiederum etwas ältern Embryos. Am Kopflappen sind Seitenblase und Scheitelgrube aufgetreten. Das Abdomen besteht aus 8 Segmenten, auch am 4. und 5. Abdominalsegment sind Extremitätenanlagen aufgetreten. Etwa 40 : 1.

Fig. 9. Abdominalansicht von Fig. 8. Die Medianfurche erstreckt sich bis in den Schwanzlappen. Etwa 40 : 1.

Fig. 10. Ein etwas älterer Embryo in Seitenansicht. Die Medianfurche tritt bei der Seitenansicht hervor. Die Cheliceren sind zweigliedrig geworden. Etwa 40 : 1.

Fig. 11. Ventrale Ansicht des Abdomens von Fig. 10. Die Medianfurche ist breiter geworden. Etwa 40 : 1.

Fig. 12. Seitenansicht eines Embryos, an welchem die Umrollung eben einsetzt. Am Kopf tritt die Oberlippe hervor. Die 7. und 8. Abdominalsegmente sind bei dieser Lage nicht sichtbar, die übrigen wachsen dorsalwärts. Etwa 40 : 1.

Fig. 13. Abdominalansicht des Embryos von Fig. 12. Die 7. und 8. Abdominalsegmente sind bei dieser Lage noch sichtbar. Etwa 40 : 1.

Fig. 14. Seitenansicht. Die Thoraxsegmente beteiligen sich gleichfalls an dem dorsalen Wachstum der Abdominalsegmente. Zwischen Thorax und Abdomen bildet sich ein Knick, d. h. die Umrollung ist in vollem Gange. Etwa 40 : 1.

Fig. 15. Abdominalansicht von Fig. 14. Etwa 40 : 1.

Fig. 16. Seitenansicht. Die Umrollung ist weiter vorgeschritten. Etwa 40 : 1.

Fig. 17. Abdominalansicht von Fig. 16. Die beiden Keimstreifenhälften berühren sich fast auf der dorsalen Seite. Etwa 40 : 1.

Fig. 18. Seitenansicht. Der Embryo beginnt sich in die Länge zu strecken. Etwa 40 : 1.

Fig. 19. Abdominalansicht von Fig. 18. Etwa 40 : 1.

Fig. 20. Seitenansicht. Die Abdominalextremitäten beginnen sich nach hinten zu richten. Etwa 40 : 1.

Fig. 21. Seitenansicht. Die Umrollung ist nahezu vollendet. Der Schwanzlappen beginnt sich nach vorn einzuschlagen. Die Entfernung der Abdominalextremitäten voneinander wird größer. Etwa 40 : 1.

Fig. 22. Abdominalansicht von Fig. 21. Die beiden Keimstreifenhälften haben den Dotter auf der dorsalen Seite überwachsen und beginnen miteinander zu verschmelzen. Auf dem Schwanzlappen ist das Proctodäum aufgetreten. Etwa 40 : 1.

Fig. 23. Seitenansicht. 1. und 2. Abdominalextremität haben sich weiter voneinander entfernt, die 2. beginnt zu verschwinden. Etwa 40 : 1.

Fig. 24. Abdominalansicht von Fig. 23.

Tafel 39.

Fig. 25. Abbildung der hintern Abdominalregion eines Embryos vom Stadium der Textfig. A b. Die mittlern Spinnwarzen beginnen sich von dem hintern Paar abzutrennen. Gezeichnet nach einem Totalpräparat. Etwa 80 : 1.

Fig. 26. Desgl. von einem etwas ältern Embryo. Die Trennungsfurche ist stärker geworden. Gezeichnet nach einem Totalpräparat. Etwa 80 : 1.

Fig. 27. Desgl. von einem noch ältern Embryo. Das mittlere Spinnwarzenpaar ist selbständig geworden. Gezeichnet nach einem Totalpräparat. Etwa 80 : 1.

Fig. 28. Längsschnitt durch die Gangbeinanlage eines Embryos vom Stadium der Fig. 2. Das unter dem Ectoderm liegende Mesoderm sondert sich in 2 Schichten. Ein Cölom ist noch nicht gebildet. Etwa 250 : 1.

Fig. 29. Desgl. durch eine weiter vorgeschrittene Gangbeinanlage desselben Stadiums. Die Cölohmöhle beginnt sich zu bilden. Etwa 250 : 1.

Fig. 30. Desgl. durch eine Gangbeinanlage vom Stadium der Figg. 10 und 11. Die Cölohmöhle ist vollständig ausgebildet. Etwa 250 : 1.

Fig. 31. Längsschnitt durch das 6. Thorax- und 1.—2. Abdominalsegment vom Stadium der Figg. 8 und 9. Das Abdominalsegment trägt keine Extremität. Die mesodermalen Elemente der einzelnen Segmente stehen nicht miteinander in Verbindung. Etwa 200 : 1.

Fig. 32. Längsschnitt durch die Spinnwarzen des Stadiums der Textfig. A a. Etwa 200 : 1.

Fig. 33. Desgl. der Textfig. A c. Etwa 200 : 1.

Fig. 34. Eizahn in Totalansicht. Etwa 480 : 1.

Fig. 35. Schnitt durch einen Eizahn. Etwa 480 : 1.

Fig. 36. Frontalschnitt durch das Abdomen eines Embryos vom Stadium der Figg. 14 und 15. Etwa 80 : 1.

Fig. 37. Längsschnitt durch den hintern Abschnitt des Abdomens und des Schwanzlappens eines Embryos vom Stadium der Figg. 6 und 7. Die Cölomhöhle des 5. Abdominalsegments beginnt sich zu bilden. Das Mesoderm des 6. Segments hat sich in 2 Schichten angeordnet. Das 7. Segment beginnt sich vom Schwanzlappen abzuschnüren. Das Mesoderm des 5., 6. und 7. Segments steht nicht in gegenseitiger Verbindung. Etwa 200 : 1.

Fig. 38. Desgl. eines Embryos vom Stadium der Figg. 10 und 11. Es sind 9 Cölomhöhlen im Abdomen entwickelt. Der Schwanzlappen besitzt kein Cölom. Etwa 200 : 1.

Fig. 39. Längsschnitt durch den Kopflappen und das Chelicerensegment eines Embryos vom Stadium der Fig. 2. Der Mesodermstreifen ist noch einschichtig. Etwa 200 : 1.

Fig. 40. Längsschnitt durch den Kopflappen und das Chelicerensegment eines Embryos vom Stadium der Figg. 4 u. 5. Die Cölomhöhlen des Kopfes und des Chelicerensegments beginnen sich unabhängig voneinander auszubilden. Das Mesoderm beider steht noch durch eine schmale Plasmabrücke miteinander in Verbindung. Etwa 200 : 1.

Fig. 41. Desgl. eines Embryos vom Stadium der Figg. 6 u. 7. Die Cölomhöhle der Chelicere hat sich vollständig, die des Kopfes fast vollständig gebildet. Die mesodermalen Elemente beider Segmente stehen nicht mehr in Verbindung. Etwa 200 : 1.

Fig. 42. Desgl. eines Embryos vom Stadium der Figg. 8 u. 9. Die Cölome beginnen sich einander zu nähern. Etwa 200 : 1.

Fig. 43. Desgl. eines Embryos vom Stadium der Figg. 10 u. 11. Die beiden Cölomhöhlen beginnen zu verschmelzen. Etwa 200 : 1.

Fig. 44. Desgl. eines Embryos vom Stadium der Figg. 12 u. 13. Die Cölome des Kopflappens und des Chelicerensegments sind miteinander verschmolzen. Etwa 200 : 1.

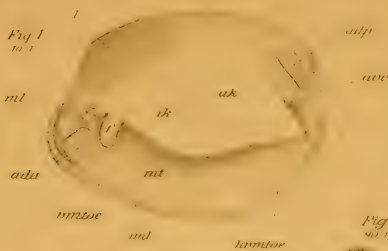


Fig. 3
950 x



Fig. 4
950 x

amk

p

nunk

Fig. 4
350 x



Fig. 5
90 x



Fig. 7
350 x



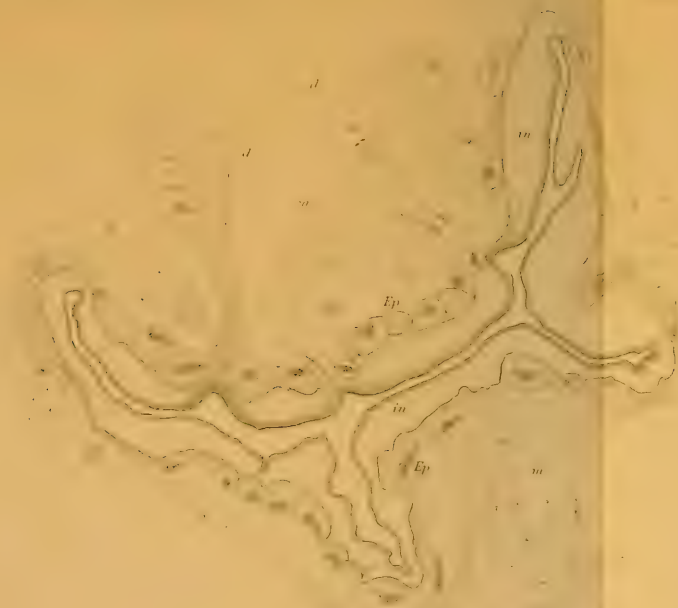


Fig. 1.

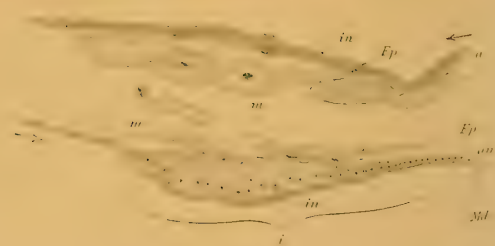


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

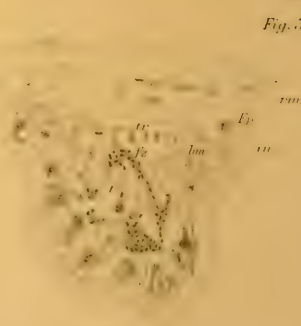


Fig. 5.

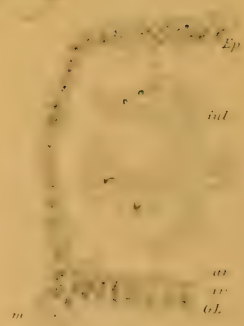


Fig. 6.

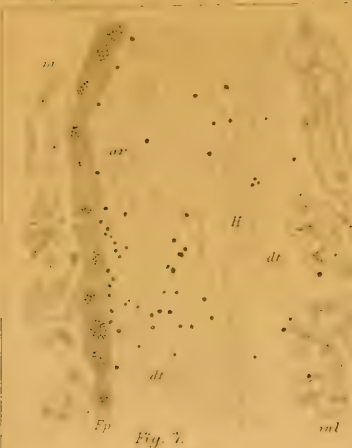


Fig. 7.

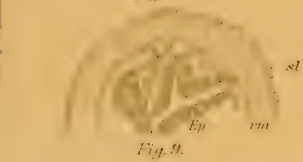


Fig. 9.



Fig. 10.

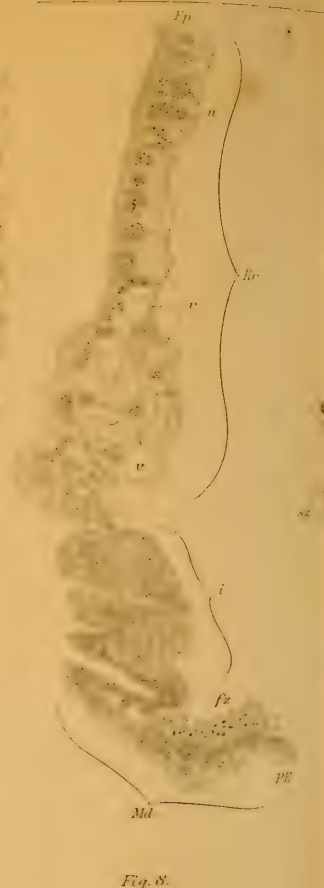


Fig. 8.

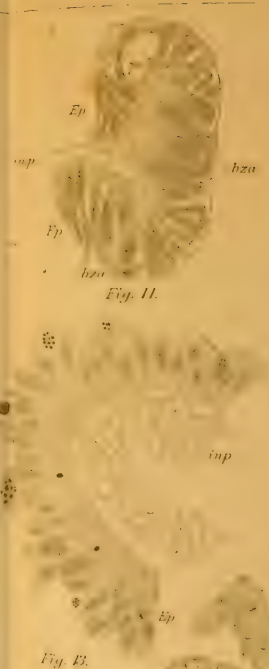


Fig. 11.

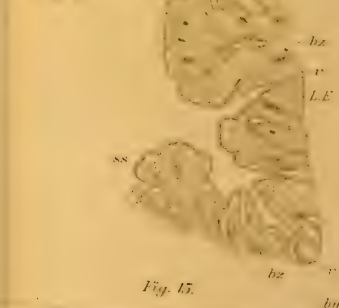


Fig. 15.



Fig. 12.

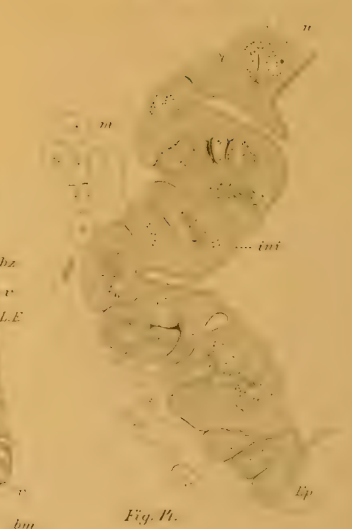


Fig. 14.

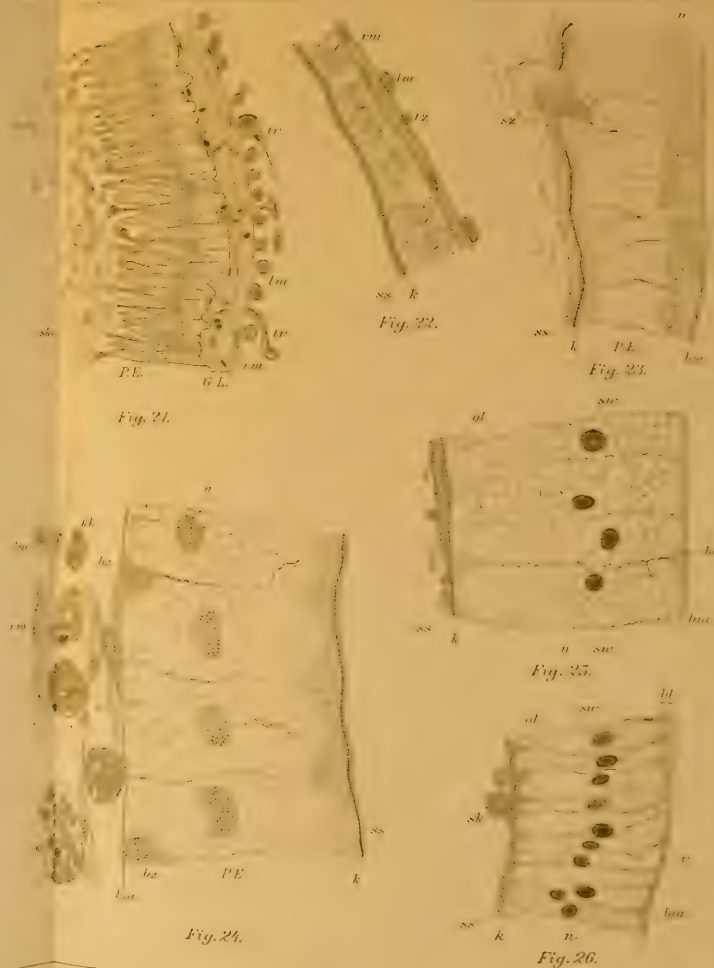




Fig. 28

Fig. 29



Fig. 30

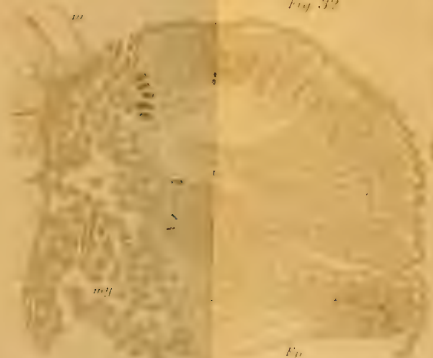


Fig. 31

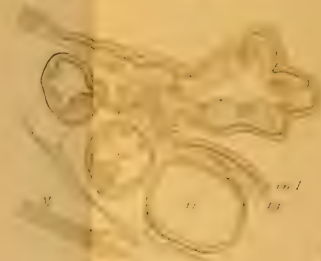


Fig. 32



Fig. 33



Fig. 34



Fig. 35



Fig. 36.



Fig. 38.



Fig. 40.

Fig. 39.



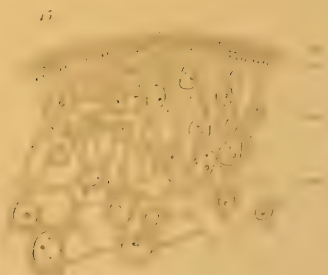
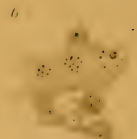
Fig. 37.



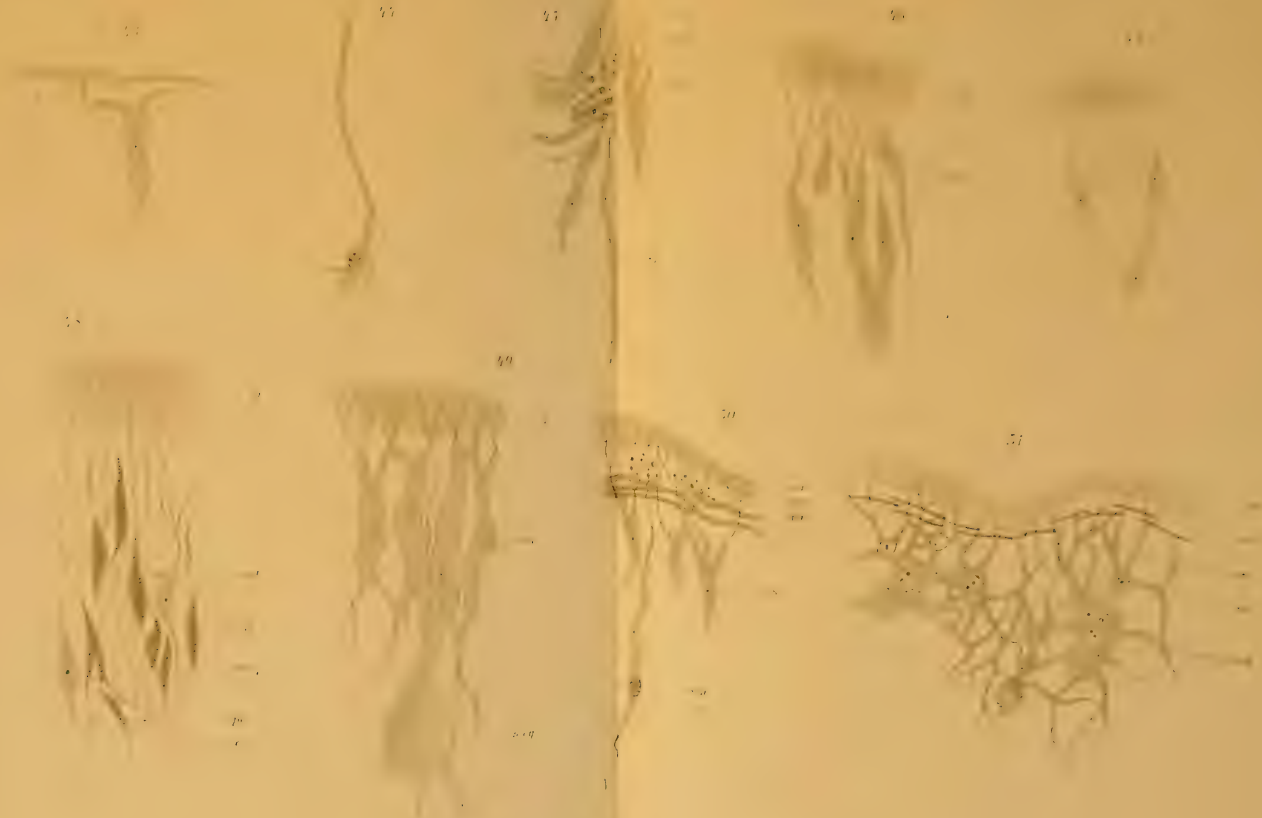
Fig. 41.



Fig. 42.







52

53

54

58



pu

nh



56

57

57

58

59

59

59

63

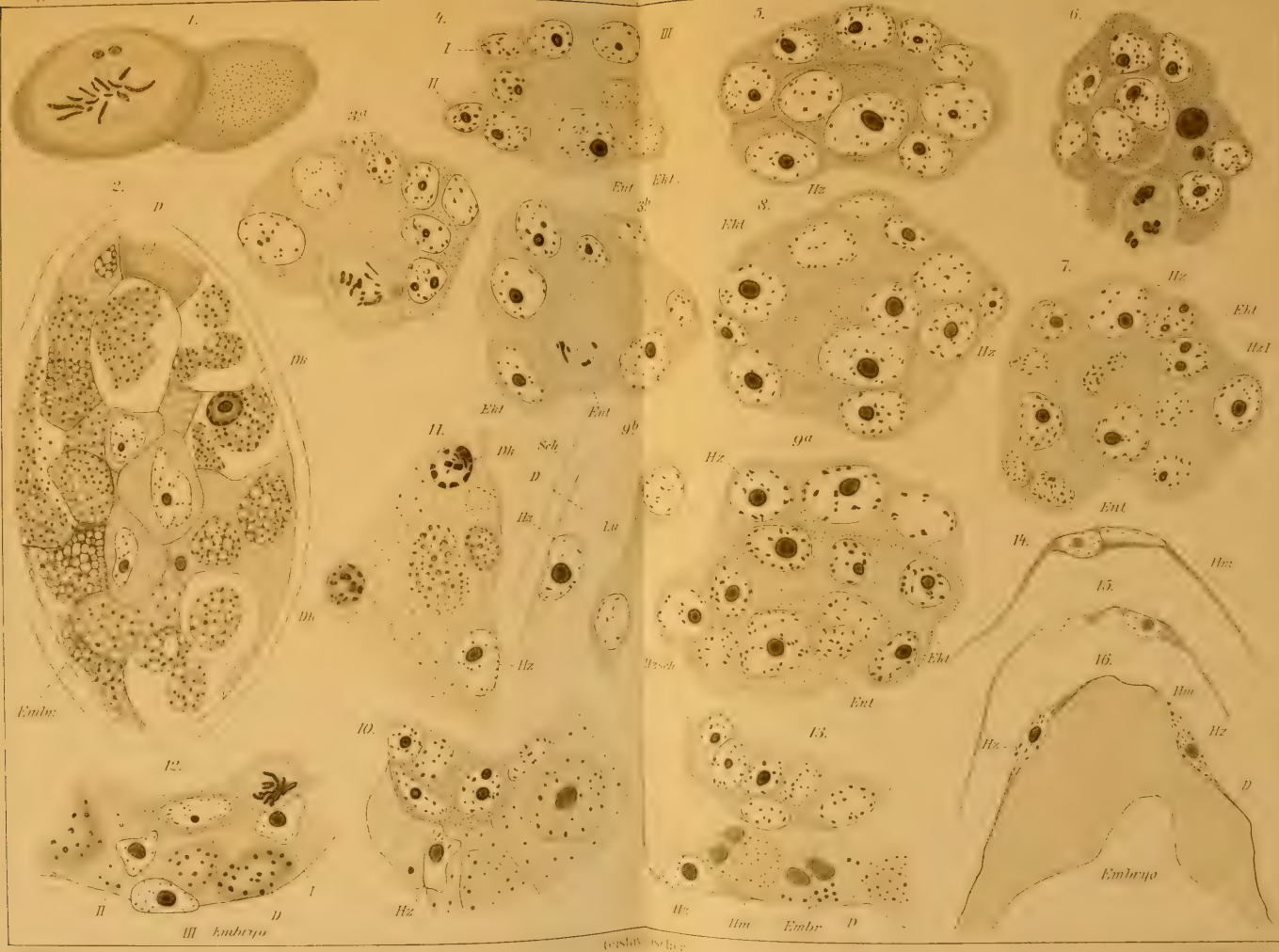
60

61

62

64

65







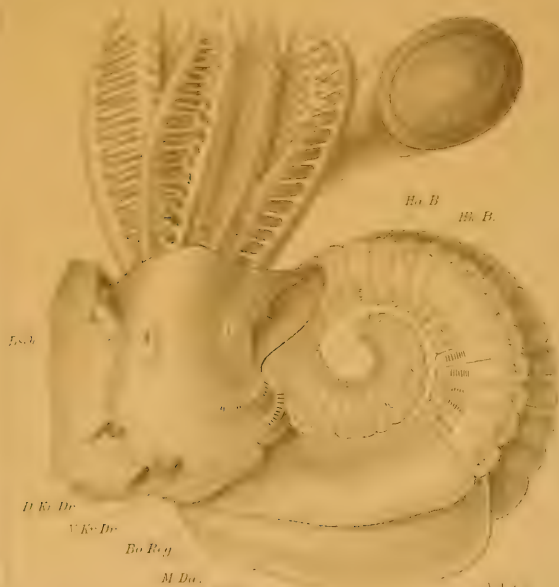


Fig. 1.

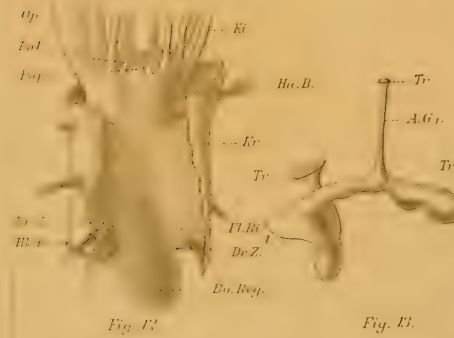
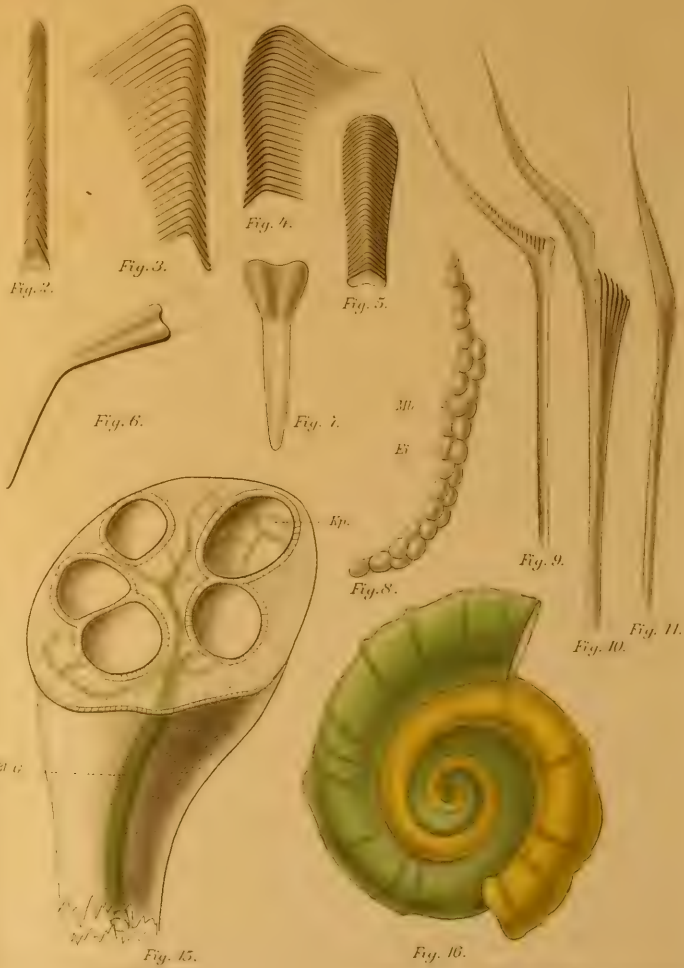
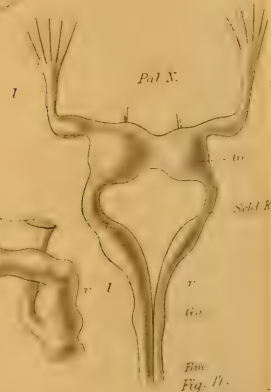
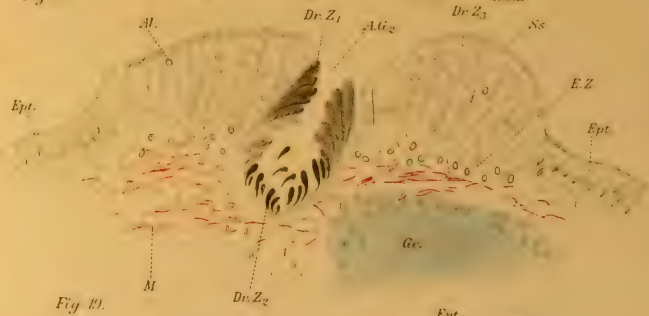


Fig. 11.

Fig. 11.





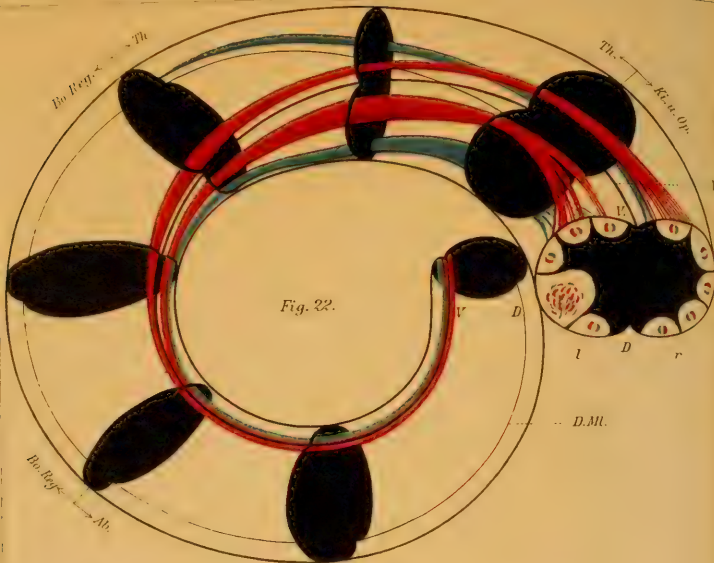


Fig. 22.

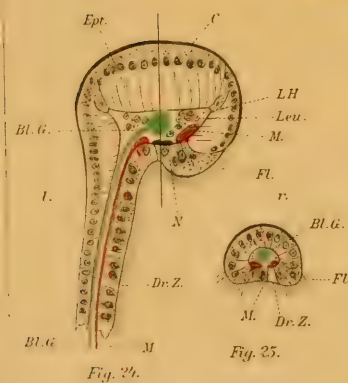


Fig. 24.

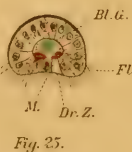


Fig. 25.



Fig. 26.

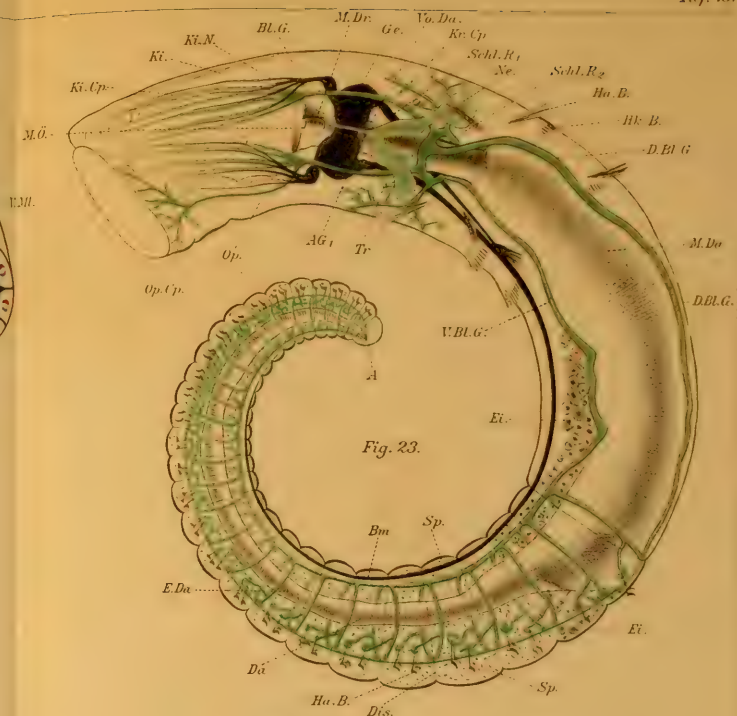
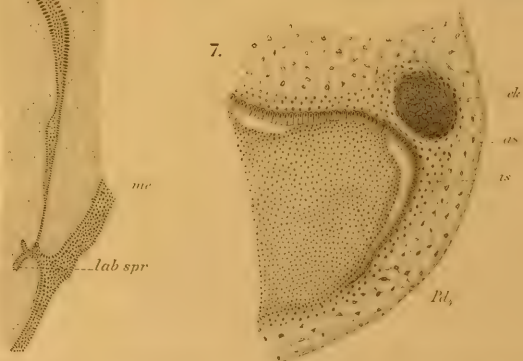
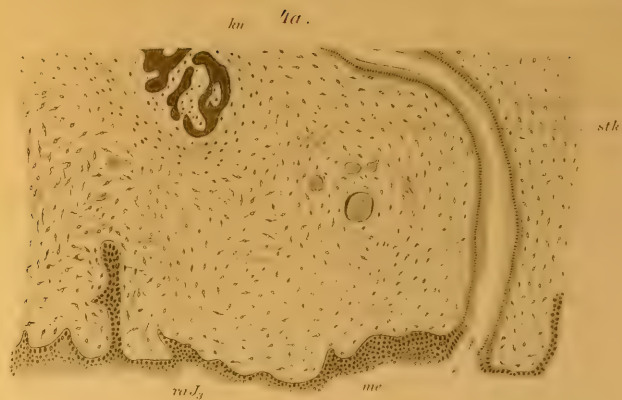
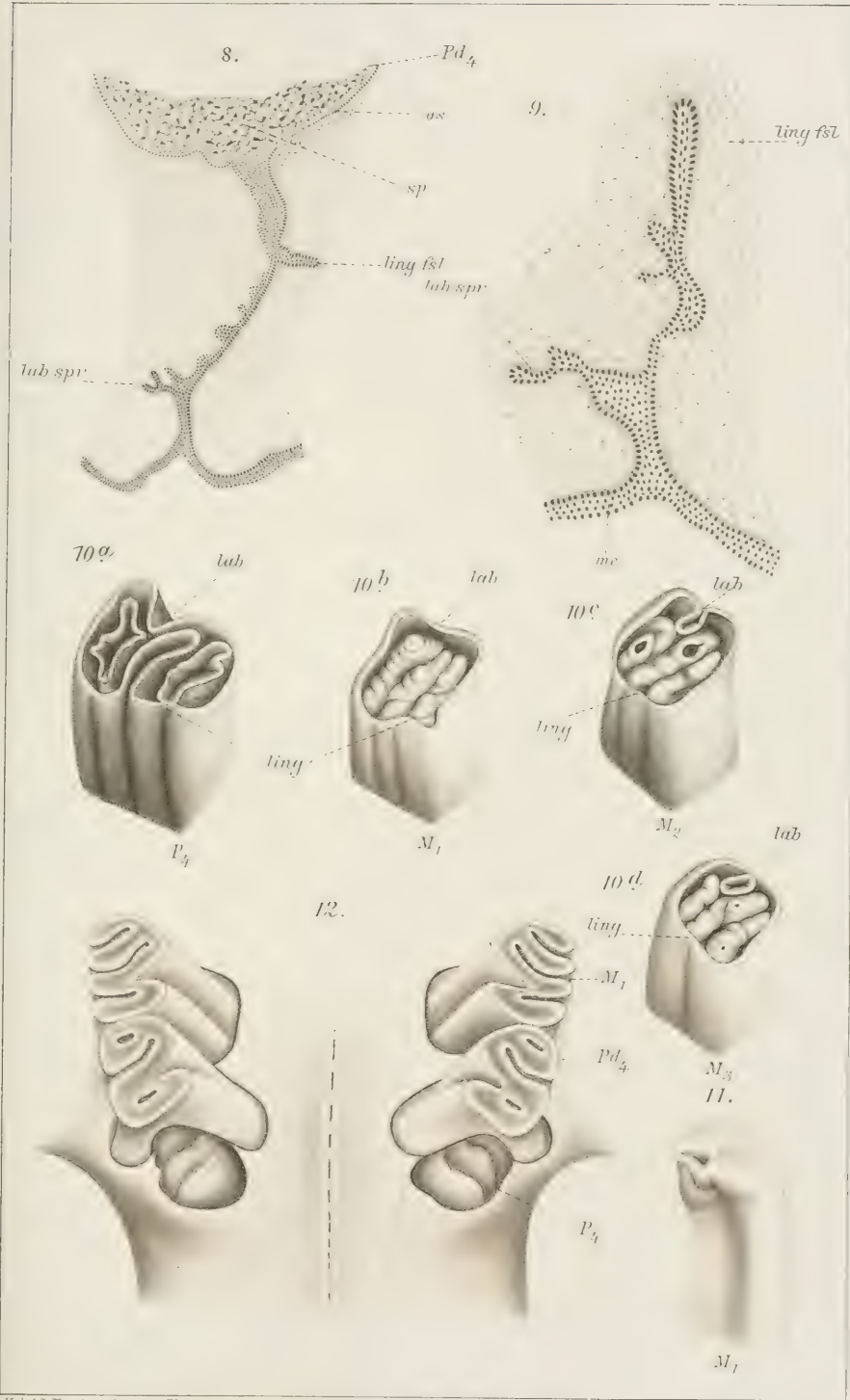


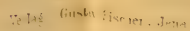
Fig. 23.

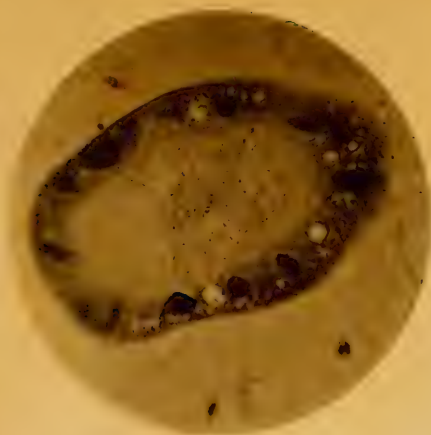


Fig. 27.

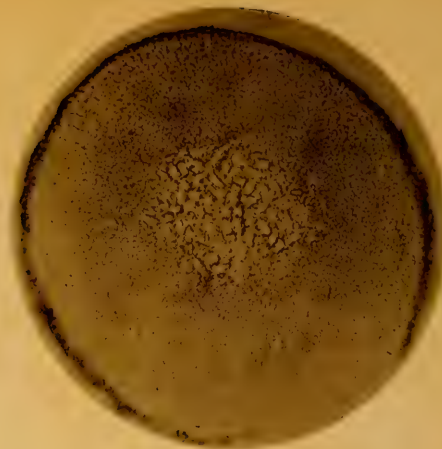








1 (340:1)



3 (340:1)



2 (340:1)



4 (340:1)

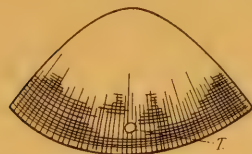


Fig. 1. Stark vergrößert.

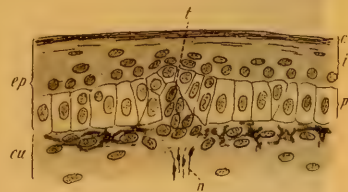


Fig. 2. Vergr. 250.

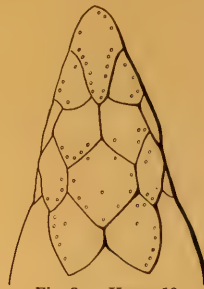


Fig. 3a. Vergr. 10.



Fig. 3b. Vergr. 10.

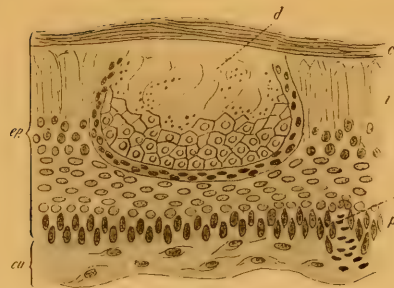


Fig. 4. Vergr. 200.

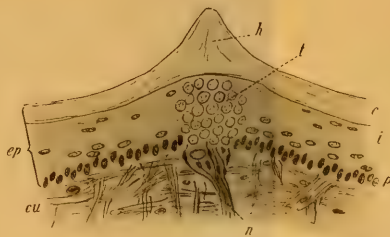
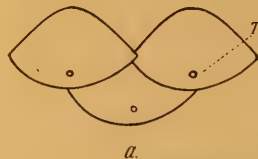
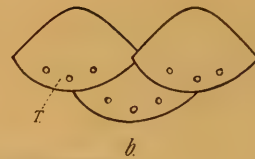


Fig. 6. Vergr. 60.



a.



b.

Figg. 5a und b. Stark vergrößert.



Fig. 7. Vergr. 30.

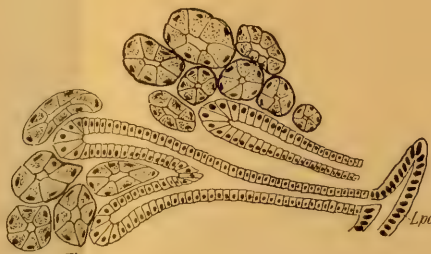
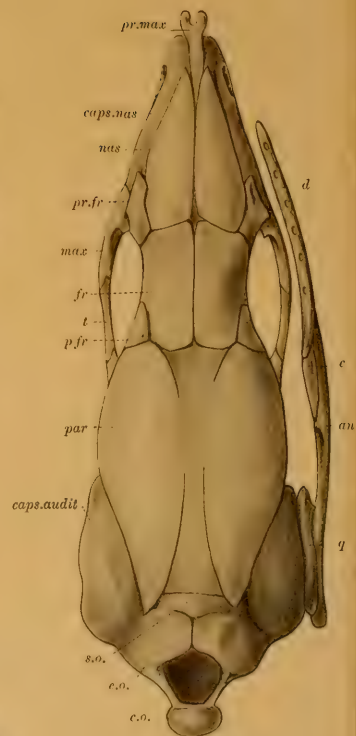
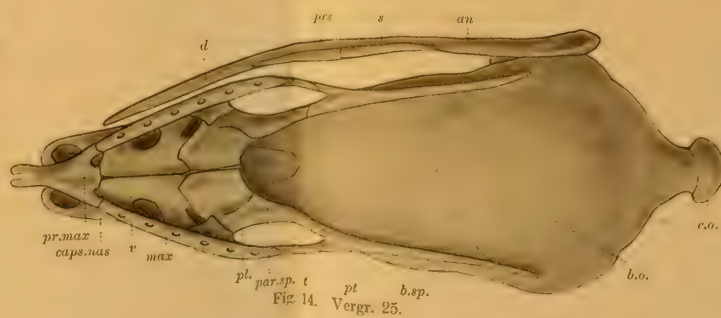
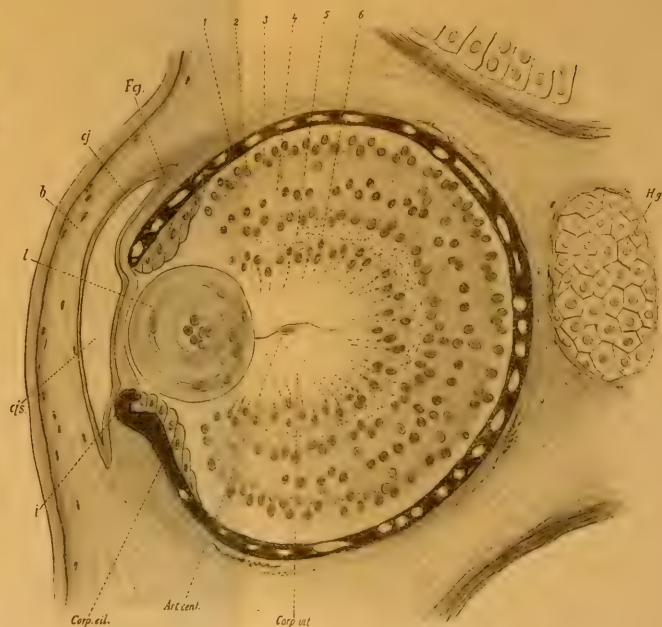
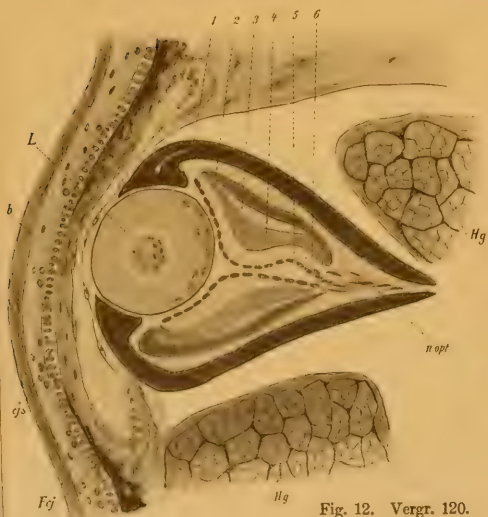
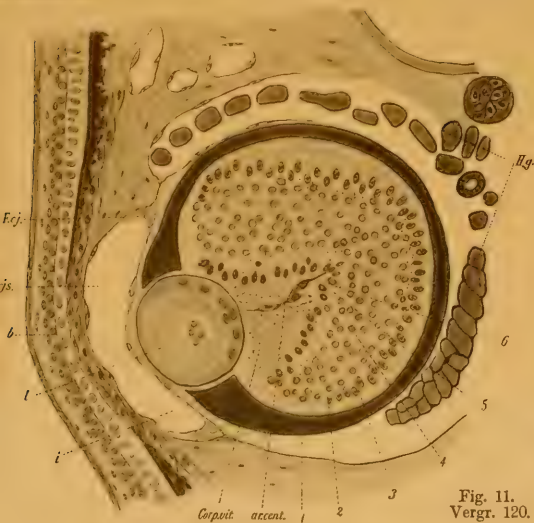


Fig. 8. ca. 150. Lpc. = Lippencommissur.



Fig. 9. Vergr. 110.





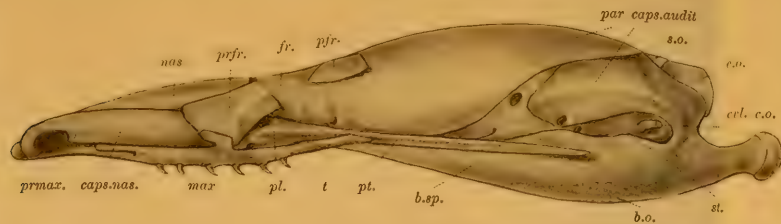


Fig. 15. Vergr. 25.



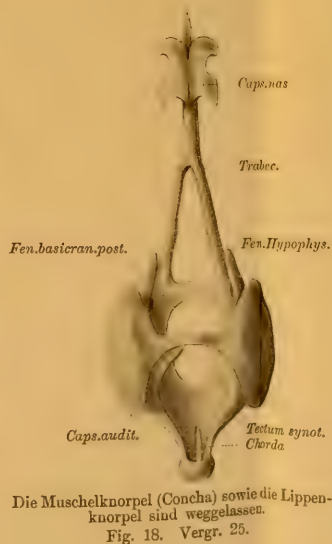
Fig. 16a. Vergr. 25.



Fig. 16b. Vergr. 25.



Fig. 17 a, b, c, d. Vergr. 110.



Die Muschelknorpel (Concha) sowie die Lippenknorpel sind weggelassen.
Fig. 18. Vergr. 25.

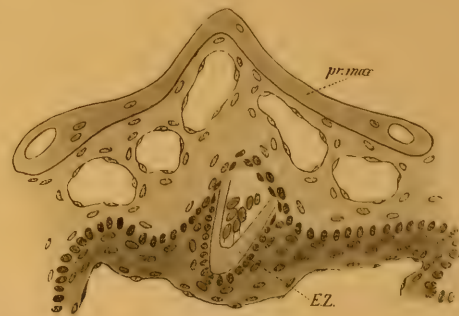


Fig. 19. Vergr. 120.

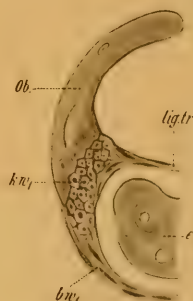


Fig. 20. Vergr. 50.

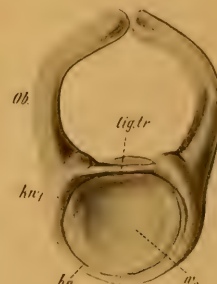


Fig. 21. Vergr. 50.

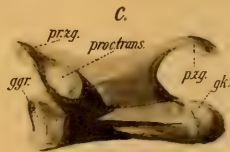


Fig. 24. Vergr. 30.

Fig. 23. Vergr. 30.



Fig. 25. Vergr. 15.

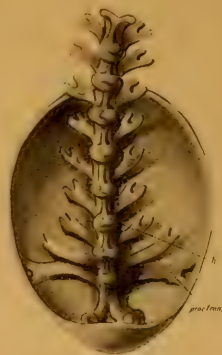


Fig. 26. Vergr. 15.

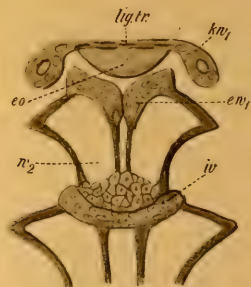
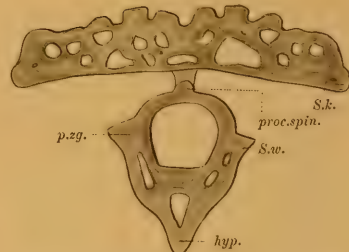


Fig. 27. Vergr. 50.



S.w. = Schwanzwirbel. S.k. = Caudalknochen.

Fig. 28. Vergr. 30.

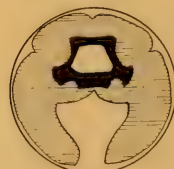


Fig. 28. Vergr. 15.

Fig. 1.



Fig. 2.

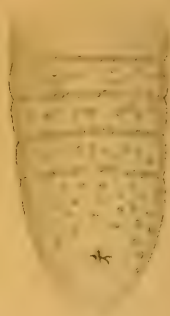


Fig. 7.



Fig. 4.



Fig. 3.

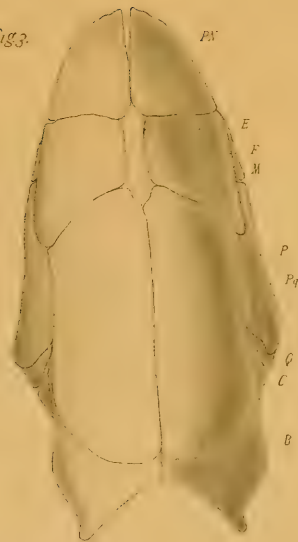


Fig. 5.

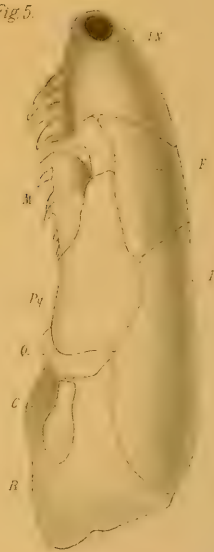


Fig. 6.

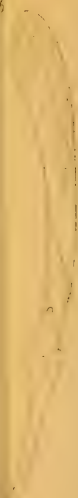


Fig. 8.

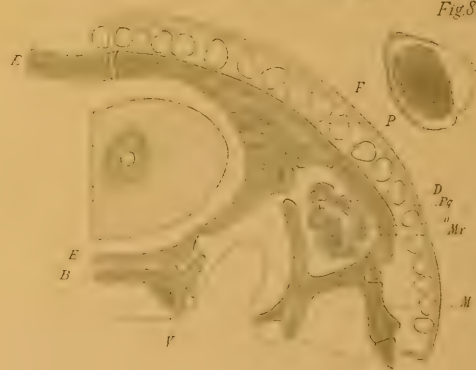
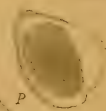
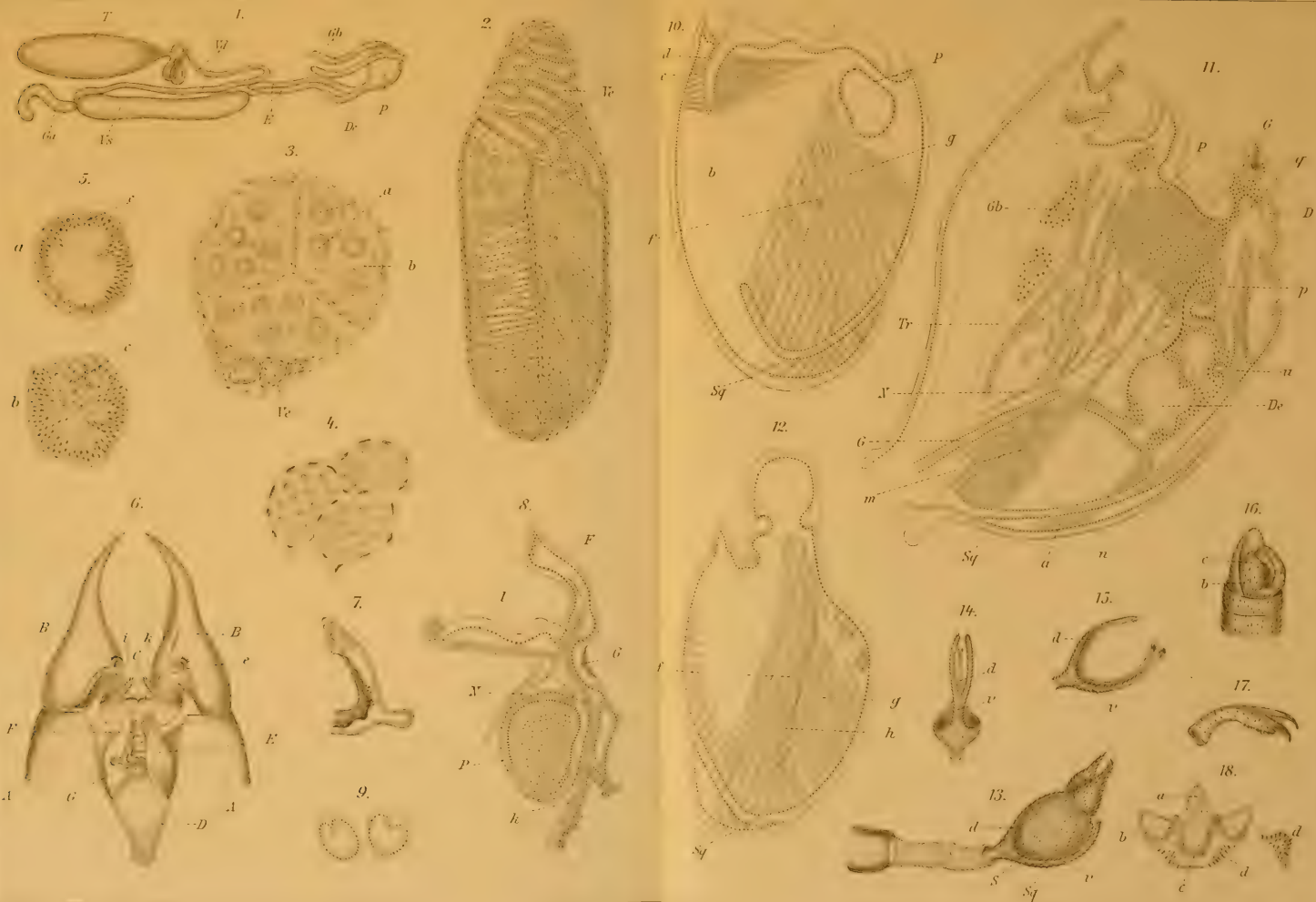


Fig. 8a.















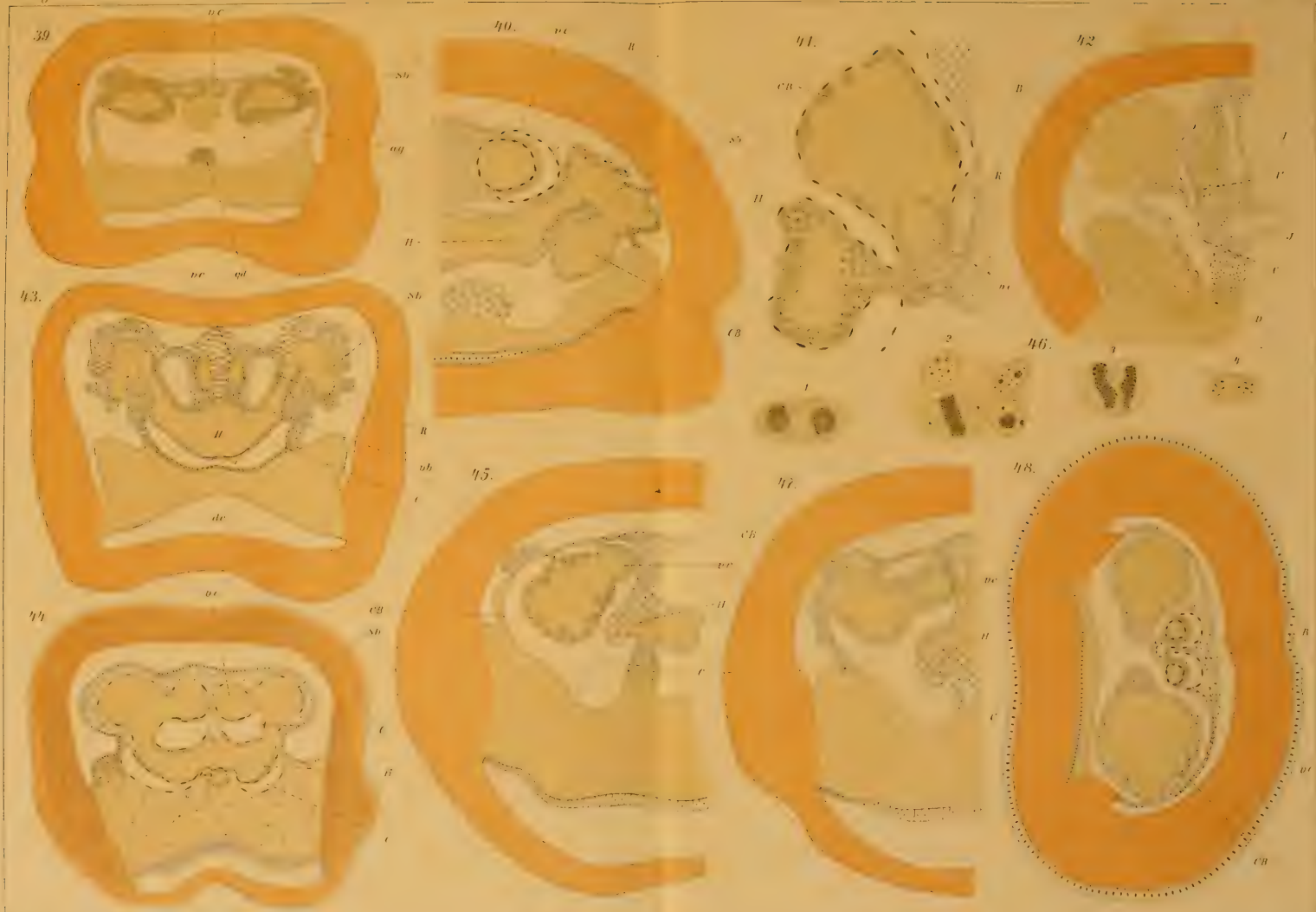






Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5b.

Fig. 6a.

Fig. 6b.

Fig. 7b.

Fig. 11.

Fig. 5a.

Fig. 12.

Fig. 1a.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17a.



Fig. 17b.



Fig. 22.



Fig. 18.

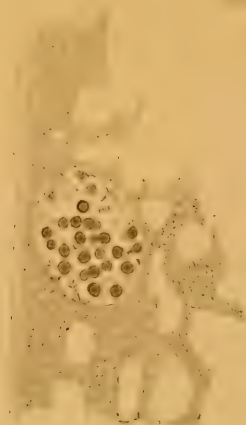


Fig. 20.



Fig. 21.

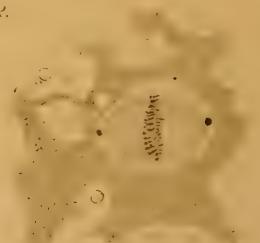


Fig. 23.



Fig. 1.

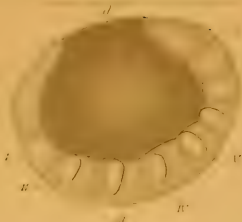


Fig. 2.



Fig. 3.

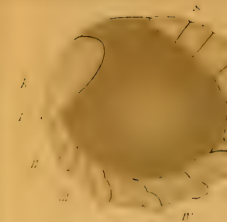


Fig. 4.



Fig. 5.

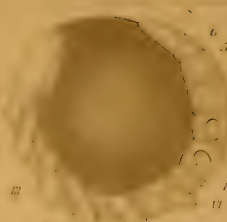


Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.

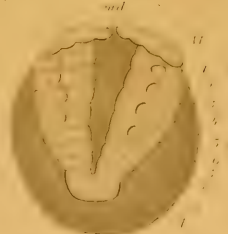


Fig. 9.

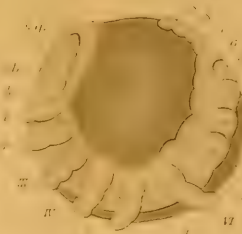


Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.

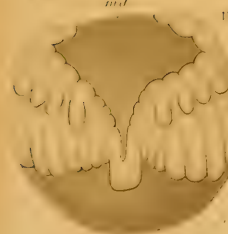


Fig. 13.

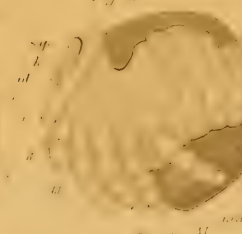


Fig. 14.



Fig. 15.

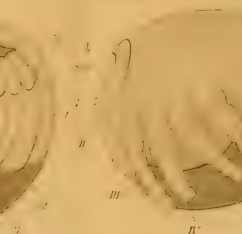


Fig. 16.



Fig. 17.

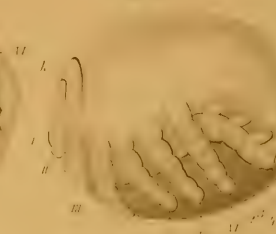


Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 20.

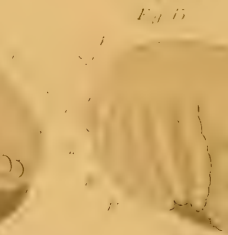


Fig. 21.

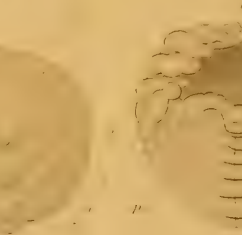


Fig. 22.

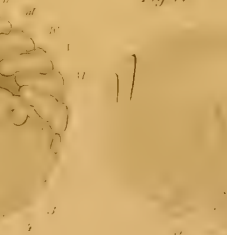


Fig. 23.

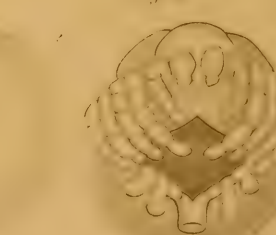
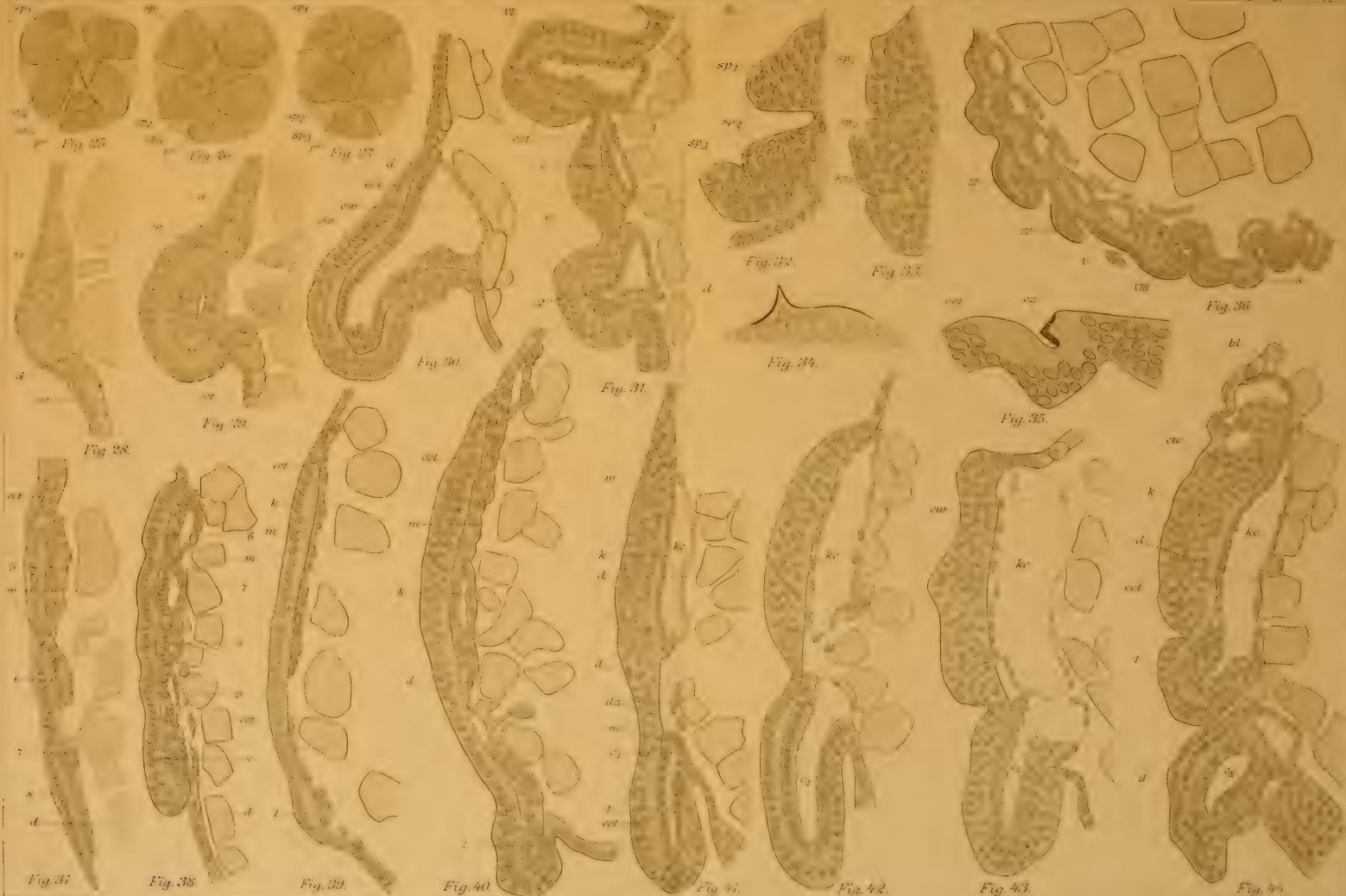


Fig. 24.



MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04633

1613

